

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Tomáš Jiras

Vliv teploty v interakci s dalšími stresovými faktory klimatické změny na vybrané fyziologické parametry a výnos u C3 a C4 plodin.

The effect of temperature in interaction with other factors of climate change on selected physiological parameters and yield of C3 and C4 crops

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Jana Albrechtová Ph.D.

Konzultant: Mgr. Zuzana Lhotáková Ph.D.

Praha, 2019

Prohlášení:

Prohlašuji, že tato práce vznikla mou vlastní samostatnou prací, a že jsem uvedl všechny použité zdroje a literaturu. Zároveň tato práce ani její podstatná část nebyly použity k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Hýskově, dne 13.08.2019

Podpis:

Poděkování:

Ze všeho nejvíce, bych ze srdce rád poděkoval své školitelce prof. RNDr. Janě Albrechtové Ph.D. za její vždy přítomný optimismus, kterým mi dodávala motivaci, ochotu mi se vším pomoci, za její věcné připomínky a především, skoro až neuvěřitelnou trpělivost. Stejným dílem bych rád vyjádřil své díky i konzultantce Mgr. Zuzaně Lhotákové Ph.D., která též svými radami a připomínkami přispěla velkým dílem k této práci. Mé díky patří i mým blízkým a všem, kteří mě ve studiu podporovali.

Práce má podporu grantu GAČR 18-23702S a projektu MŠMT, centra NPUI LO1417.

Abstrakt

V současnosti probíhající klimatická změna zahrnuje především globální oteplování Země, a jako dominantní příčina je převážně označována antropogenní činnost. Následkem probíhající klimatické změny jsou stále se rozšiřující oblasti se srážkovým deficitem, extrémní projevy počasí včetně vln veder atd.

Rostliny se v důsledku klimatické změny musejí během krátké doby aklimovat či adaptovat na čím dál tím více se zhoršující podmínky prostředí. Stresové zatížení rostlin se signifikantně promítá do jejich fyziologických parametrů, a to i letálně. Rostliny na stres reagují aklimačními odezvami a adaptacemi vyvolanými změnou genové exprese až na úrovni metabolické, fyziologické či strukturální, modifikací fenotypu a dalšími změnami. Ohrožení se týká i rostlinné produkce, potřebné pro zajištění potravinové bezpečnosti stále narůstající lidské populace. V důsledku klimatické změny se očekává snižování výnosů zemědělských plodin.

Tato práce má za cíl shrnout poznatky o změnách ve fyziologii a zemědělské produkci plodin v důsledku stresových faktorů klimatické změny, především teploty, s důrazem na rozdíly mezi C3 a C4 rostlinami. V největší míře se práce zabývá obilovinami s modelovými zástupci C3 rostlin: pšenice, ječmen, rýže a zástupci C4: kukuřice, čirok. V práci jsou uvedeny různé odpovědi těchto plodin jako je změna fenologie, využívání vody, míra asimilace CO₂, a změny ve výnosech v závislosti na vystavení stresovým faktorům.

Klíčová slova: Klimatická změna, stres rostlin, C3 a C4 plodiny, obiloviny, fyziologické parametry, výnos

Abstract

The current climate change mainly involves global warming of the Earth, and anthropogenic activity is predominantly identified as the dominant cause. As a result of the ongoing climate change, there are ever-expanding areas with rainfall deficits, extreme weather patterns including heat waves, etc.

Plants must be acclimated or adapted to worsening environmental conditions in the short term as a result of the climate change. Stress load significantly changes plant physiological parameters, even lethally. Plants respond to stress by acclimation responses and adaptations induced by changes in gene expressions on metabolic, physiological or structural levels, by phenotype modification, and other changes. The threat also affects agricultural plant production, which is obliged to ensure food security of the ever-increasing human population. The climate change is expected to reduce crop yields.

The aim of this Thesis is to summarize knowledge about changes in crop physiology and agricultural production due to stress factors of the climate change, especially temperature, with emphasis on differences between C3 and C4 plants. Most of the work deals with C3 cereals: wheat, barley, rice and C4: corn, sorghum. Different responses of these crops are discussed, such as change in phenology, water use, CO₂ assimilation rate, and yield changes depending on stress exposure.

Keywords: Climate change, plant stress, C3 and C4 crops, cereals, physiological parameters, yield

Seznam použitých zkratk:

ABA	Kyselina abscisová
APX	Askorbátperoxidáza
AspAT	Aspartátaminotransferáza
C3	Calvinův cyklus
C4	Hatch-Slackův cyklus
CAM	Metabolismus kyselin u tučnolistých
CO ₂	Oxid uhličitý
HSE	Heat Shock sequence Element
HSF	Transkripční faktor proteinů teplotního šoku
HSP	Proteiny teplotního šoku
NPP	Čistá primární produkce
PCK	Fosfoenolpyruvátkarboxokináza
PDK	Pyruvátfosfátdikináza
PEPc	Fosfoenolpyrovátkarboxyláza
ppb	Částic na bilion
ppm	Částic na milion
PS II	Fotosystém 2
R OS	Reaktivní formy kyslíku
RNS	Reaktivní formy dusíku
RubisCO	Ribulosa 1-5 bisfosfát karboxyláza-oxygenáza
SOD	Superoxiddismutáza

Obsah

1. Úvod	1
2. Obiloviny	3
3. Stres u rostlin	6
3.1 Teplotní stres	9
3.2 Oxidativní stres	9
3.3 Osmotický stres.....	10
4. Klimatická změna	10
4.1 Historie klimatu Země a klimatické změny	10
4.2 Současná globální změna klimatu	12
5. CO ₂ v atmosféře jako skleníkový plyn	12
6. RubisCO u různých typů metabolismu rostlin.....	15
7. C3 rostliny pod stresem z vysokých teplot a působením zvýšené koncentrace CO ₂	19
7.1 Zvýšení teplot a reakce C3 rostlin	19
7.2 C3 rostliny v reakci na více stresových faktorů	22
8. C4 rostliny pod stresem z vysokých teplot a působením zvýšené koncentrace CO ₂	25
8.1 Zvýšení teplot a reakce C4 rostlin	25
8.2 C4 rostliny v reakci na více stresových faktorů	27
9. Budoucí vývoj	28
10. Závěr.....	31
11. Seznam použité literatury:.....	32
11.1 Literární zdroje	32
11.2 Internetové zdroje	37

1. Úvod

Rostliny jsou organismy sesilní, proto jsou během své ontogeneze vystaveny všem faktorům okolního prostředí přímo a nemohou využít behaviorálních adaptací typických pro pohyblivé živočichy. Avšak za svojí evoluční minulost si vytvořily řadu přizpůsobení, které z nich dělají úspěšné, celosvětově rozšířené organismy, nevyhýbající se ani extrémním prostředím. Problém nastává, když se během krátké doby musejí adaptovat na čím dál tím více se zhoršující podmínky prostředí, a to i v oblastech, kde dříve takové nepanovaly, což se děje v současnosti v rozsáhlých oblastech v důsledku klimatické změny. Rostliny to řeší mnoha způsoby – aklimačními odezvami vyvolanými změnou genové exprese ať na úrovni metabolické, fyziologické či strukturální, modifikací fenotypu a dalšími změnami, které budou rozebrány do větší hloubky v kapitolách této práce. Samostatná kapitola je věnována klimatické změně, protože v současné době je jejím projevům ve změně podmínek prostředí pro růst zemědělských plodin věnována velká pozornost. To je také hlavní důvod, který dal vznik této práci a tisícům dalších, nevyjímaje vědecké experimenty, studie apod. V době vzniku této práce jsou již změny klimatu na globální úrovni velmi patrné a všímají si jich jak sdělovací prostředky, tak i široká veřejnost, která po předložení dlouhého výčtu důkazů z pozorování vědců celého světa začala konečně vnímat různá varování, která vědci již po dlouhou dobu sdělují. Enviromentální citění a s tím spojené změny v chování, se stále zesilují u čím dál tím většího počtu obyvatel, a dokonce i politické útvary začínají recentně pod tlakem svých voličů zesilovat svůj zájem o životní prostředí, který je vyjádřený přístupem k řešení environmentálně orientovaných problémů. Jak akutní je změna klimatu, uvedu na příkladu oxidu uhličitého (CO_2) – skleníkového plynu, jehož koncentrace v atmosféře z velké části přispívá ke globálnímu oteplování a který je uvolňován do atmosféry v současnosti především lidskou činností. Koncentrace CO_2 v atmosféře se dostala v posledních měřeních z konce dubna 2019 na hodnoty přes 410 ppm (parts per milion), teď v červenci 2019 dosáhla hodnoty 411,8 ppm a pro srovnání, v loňském roce byla v červenci 408,7 ppm (NOAA/ESRL 2019). Navíc ze známých údajů víme, že za posledních alespoň 800 000 let nikdy hodnota CO_2 nepřesáhla 300 ppm (Bereiter et al. 2015). Hodnota dalšího, silného skleníkového plynu metanu je též nejvyšší za posledních 800 000 let, kdy kolísala mezi 350–800 ppb (Loulergue et al. 2008), zatímco v současnosti přesáhla hodnot přes 1800 ppb (Methanelevels 2019).

Tato práce by měla přiblížit aktuální poznatky o prohlubující se konfrontaci rostlin se stresovými faktory klimatické změny, především zvýšenou teplotou, suchem, ale i dalšími stresovými faktory prostředí a také zvýšenou koncentrací CO_2 . V práci budou sledovány různé odpovědi vybraných hospodářských plodin s C_3 a C_4 metabolickým typem fotosyntézy, jako změna fenologických fází, využívání vody, míra asimilace CO_2 , ale také změny ve výnosech určitých plodin v závislosti na vystavení stresovým faktorům. Změna fenologie celých rostlinných společenstev v ekosystémech díky

působení různých stresových faktorů může mít i dopady na globální klima (Peñuelas, Rutishauser, a Filella 2009). Díky zvyšující se teplotě se obvykle časněji dostavuje „biologické“ jaro, a naopak bývá více oddálena zima, díky čemuž může rostlina po delší dobu pobýt v aktivním stavu, a tedy i více vázat CO₂ a tím snižovat jeho koncentraci v atmosféře. Na druhou stranu se tím zvýší i odběr vody a autoři naznačují, že extrémní sucha, která nastává v pozdním létě mohou být zčásti způsobeny i tímto procesem. Je tedy zřejmé, že se jedná o komplexní, vzájemně propojené procesy.

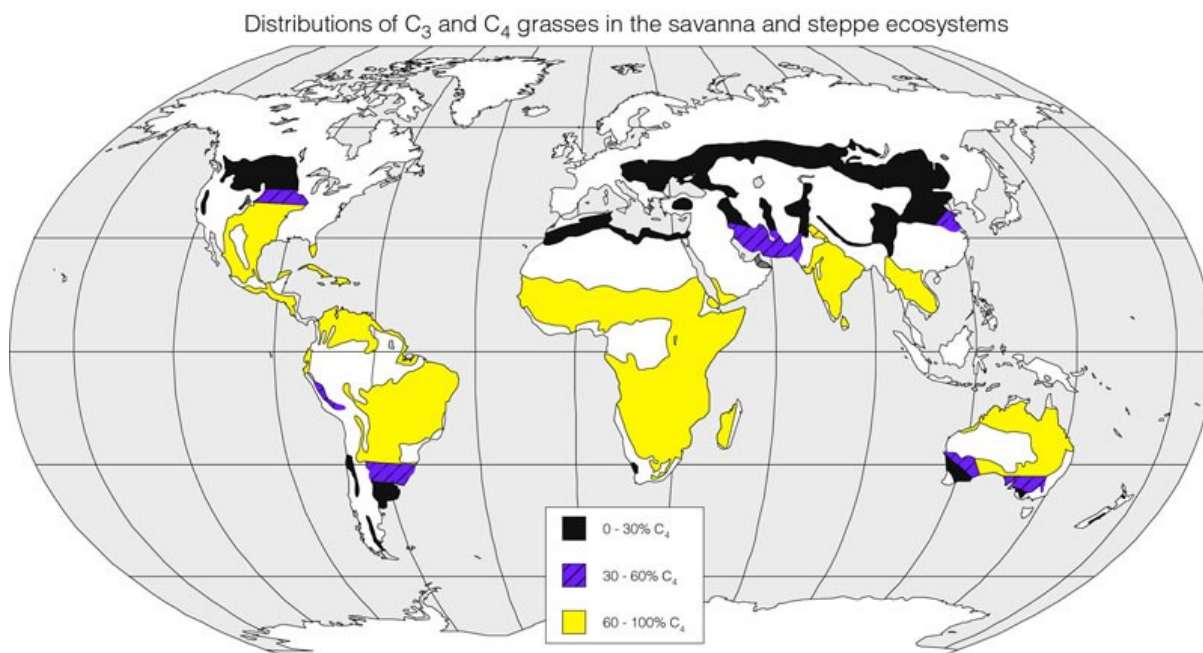
Pozornost bude věnována a priori obilninám, jelikož jsou to právě obilniny, které se pěstují na největších rozlohách, jsou pro většinu lidstva základní složkou potravy a tvoří základ potravinové bezpečnosti užití celosvětové populace. Obilniny jsou proto v souvislosti se stresovými faktory a výnosy intenzivně zkoumány. Nicméně zčásti budou v této práci odpovědi rostlin na globální změnu klimatu demonstrovány i na jiných zemědělských plodinách.

Cílem této práce je shrnout poznatky o změnách ve fyziologii a výnosových parametrech rostlin pod vlivem teplotního stresu a dalších stresových faktorů probíhající klimatické změny, s důrazem na rozdíly mezi C3 a C4 rostlinami.

2. Obiloviny

Cereálie představují pro více jak tři čtvrtiny obyvatel planety Země hlavní zdroj obživy, jakožto zdroj důležitých proteinů, sacharidů a ze sacharidů nejvýznamnějšího škrobu, který je pro člověka a řadu dalších živočichů základním zdrojem energie. Mezi nejvýznamnější obilniny pěstované lidmi patří: C3 plodiny rýže (*Oryza sativa* L.), pšenice (*Triticum sp.* L.), ječmen (*Hordeum vulgare* L.), oves (*Avena* L.), C4 plodiny kukuřice (*Zea mays* L.), čirok (*Sorghum bicolor* Moench) a proso seté (*Panicum miliaceum* L.). Každá plodina má víceméně jiné nároky a svůj původ, a proto se její pěstování soustřeďuje v jiných částech světa. Největším distributorem kukuřice, která je celosvětově nejpěstovanější obilovina s C4 typem metabolismu, je USA, s produkcí přes 360 milionů tun ročně (USDA 2019). Celosvětově je produkována více než miliarda tun kukuřice. Rýže se naproti tomu těší obrovské oblibě a tradici v asijských kulturách, produkce cca 210 milionů tun jen na území Číny a celosvětově až 700 milionů tun (FEOSTAT 2017). Pěstování pšenice je zase tradicí z blízkého východu, ale dnes je pěstována celosvětově a je druhou plodinou, co se týče výnosu a to až 750 milionů tun ročně celosvětově (USDA 2019). Další důležité plodiny – ječmene – je celosvětově vypěstováno už mnohem méně, ale i tak výnos čítá přes 140 milionů tun ročně (FAOSTAT 2017). Jednou z nejstarších kulturních obilnin je vedle pšenice a ječmene proso. Během doby stěhování národů bylo pro Slované jednou z nejdůležitějších obilnin, v dnešní době již takový význam nemá. Proso se dnes pěstuje nejvíce v Indii, Africe a Číně. V České republice se se pěstuje na ploše zhruba 700 ha (prof. RNDr. Jan Moudrý CSc. - katedra agroekosystémů.; FAOSTAT 2017). Čirok (*S. bicolor*) se celosvětově pěstuje na ploše 40 mil. ha, nejvíce v Africe. Čirok je potenciálním kandidátem jako bioenergetická plodina a navíc je první rostlinou s C4 typem metabolismu, kde byl osekvenován genom (Sage 2016). Díky tomu je čirok nyní spolu s kukuřicí studován jako modelová rostlina pro přenos genů do C3 plodin pro zvýšení odolnosti současných C3 plodin vůči faktorům klimatické změny, jako je zvýšená teplota a nedostatek vody (Mullet et al. 2014). C4 plodiny obývají především teplejší a sušší oblasti světa (Obrázek 1), proto by měly být lépe adaptovány na podmínky, které s sebou přináší změna globálního klimatu. Na C4 rostliny je vhodné nahlížet jako na rostliny, které jsou adaptované na tlumení fotorespirace (viz kapitola 6), a z toho odvozeně pramení výhoda v možnosti osidlování nových a třeba právě sušších oblastí, kde mají nesporné kompetiční výhody oproti C3 rostlinám. Statisticky je světově nejvýraznější pěstování kukuřice, která má rozsáhlé využití, krom potrawy pro lidskou populaci slouží též jako významné krmivo pro zemědělská zvířata nebo komodita pro biotechnologický průmysl. Kukuřice je

zároveň i nejvíce zkoumanou C₄ plodinou, a proto bude v kapitole 8 zmíněno mnoho studií věnující se převážně kukuřici.



Obrázek 1: Grafické znázornění procentuálního zastoupení C₄ travin v určitých ekosystémech světa. Převzato z: „A History of Atmospheric CO₂ and Its Effects on Plants, Animals, and Ecosystems“, Ehleringer, Cerling, and Dearing 2005).

Obiloviny patřily k prvním domestikovaným plodinám. Počátky domestikace obilovin člověkem, můžeme na základě genetické analýzy datovat již do doby před 30 tisíci lety (Allaby et al. 2017). Ke kompletní domestikaci např. u pšenice došlo, ale až před zhruba 11 tisíci lety (Venske et al. 2019). Domestikace obilovin dovolila přechod od lovecko-sběračské subsistenční strategie k sedentární strategii a následně k zemědělství (Rottenberg 2017). Pokud se podíváme do hlubší minulosti, na evoluci obilovin, musíme pátrat až v milionech letech. Např. první předchůdci pšenice *Triticum urarte* a *Aegilops speltoides* vznikly před asi 7 milióny let (Venske et al. 2019). Taxonomicky patří obilniny do řádu lipnicotvarých *Poales* a čeledi lipnicovitých *Poaceae* čili do stejného řádu jako velmi úspěšné, a všudypřítomné trávy. Jejich marginální rozvoj nastal až v třetihorách, i když jsou známy nálezy fytolitů odpovídající travám v koproliitech dinosaurů, což naznačuje, že předek trav, či už trávy samotné byly přítomny mnohem dříve, již během druhohor (Prasad et al. 2005). Trávy dnes obsazují rozličné biotopy, a i bez přispění člověka tvoří obrovskou biomasu v oblastech savan, prérií, pamp, ale i na mnoha dalších místech světa.

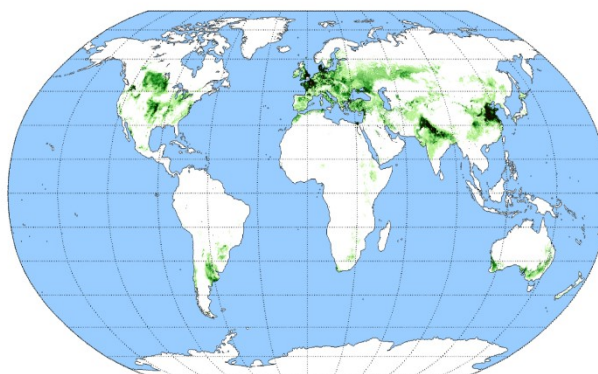
Pro valnou část zástupců řádu *Poales* je shodné, že v Raunkiaerově systému životních forem rostlin, spadají do skupiny hemikryptofytů (Raunkiaer 1934). Pro tuto skupinu je typické, že své obnovovací pupeny schovávají při zemi, zasahující až jemně do půdy, a hlavně jsou kryty ostatními částmi rostliny, ať už živými či odumřelými. Tato adaptace, při důkladnějším zamyšlení, se jeví fantastickou cestou, jak obstát v konkurenci ostatních rostlin. A to především v méně úrodných a

nehostinných oblastech, kdy rostlina může převážně využít vegetativního rozmnožování a nemusí investovat značnou část energie do pohlavního rozmnožování.

Zemědělská půda je rovněž významnou součástí pevnin Země (Obrázek 2a) – jen pšenice je pěstována asi na ploše o rozloze 2,1 milionu kilometrů čtverečních (Obrázek 2b), což odpovídá asi 27× rozloze České republiky! Rýže nezaostává o mnoho, je pěstována na ploše o rozloze zhruba odpovídající 21× ČR (Statista, 2019). Avšak, všechny tyto oblasti jsou stále více ovlivňovány globální

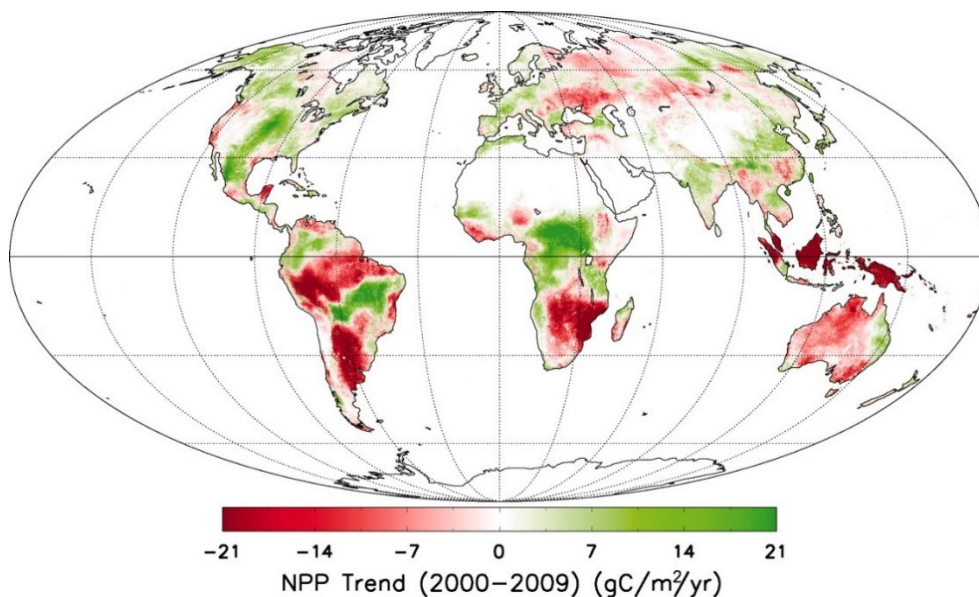


Obrázek 2a: Mapa Evropy zobrazující využití půdy. Žlutě – zemědělská půda; Světle zelená – pastviny; Tmavě zelená – lesy. Převzato z: <https://commons.wikimedia.org>.



Obrázek 2b: Zeleně vyznačená plocha, kde je pěstována pšenice Převzato z: <https://commons.wikimedia.org>.

změnou klimatu, kde na většině území agroekosystémů pro pěstování obilovin hraje hlavní roli sucho a vysoké teploty, případně ve formě vln veder. Navíc meziročně jsou projevy současné klimatické změny vysoce proměnlivé v různých regionech a přibývá extrémních meteorologických událostí, které ovlivňují zabudování uhlíku do biomasy, výnos plodin. Autoři Zhao a Running (2010) demonstrovali kolísání globální pevninské čisté fotosyntetické produkce (NPP – net primary production) v různých oblastech na všech kontinentech s agroekosystémy v důsledku sucha mezi lety 2000-2009 ve studii využívající satelitní snímky. Někde sumárně došlo ke snížení, jinde ke zvýšení NPP, právě v závislosti regionálních projevů klimatické změny (Obrázek 3) (Zhao a Running 2010).



Obrázek 3: Zobrazení poklesu/přírůstu čisté primární produkce na pevninské části světa. Převzato z: Zhao and Running 2010.

Vzhledem k důležitosti výše zmíněných plodin, může představovat klimatická změna krucální problém v zajištění potravinové bezpečnosti stále se zvětšující lidské populace. Tyto plodiny jsou ohrožovány extrémními teplotami, přílišným suchem i nárůstem koncentrace CO₂. V současné době je čím dál tím více zřejmé nebezpečí, že se někde teplota dostane mimo optimum pro přežití dané rostliny a v kombinaci s nedostupností vody, se stane krajina naprosto nevhodná pro pěstování. V případě natolik zhoršených podmínek by musel pěstitel vynaložit značné množství finančních prostředků, aby nahradil ztrátu způsobenou klimatickou změnou, a navíc zavlažování by odčerpávalo i tak stále se zhoršující dostupnost vody.

Potravinová bezpečnost je mezinárodně deklarovaný pojem, který vyjadřuje přístup obyvatel k základním složkám nutričně bohaté, hygienicky nezávadné potravy. Zajištění potravinové bezpečnosti je problémové především v rozvojových zemích. Špatná distribuce potravin a vzrůstající zalidnění Země znemožňuje zajištění potravinové bezpečnosti pro všechny obyvatele světa.

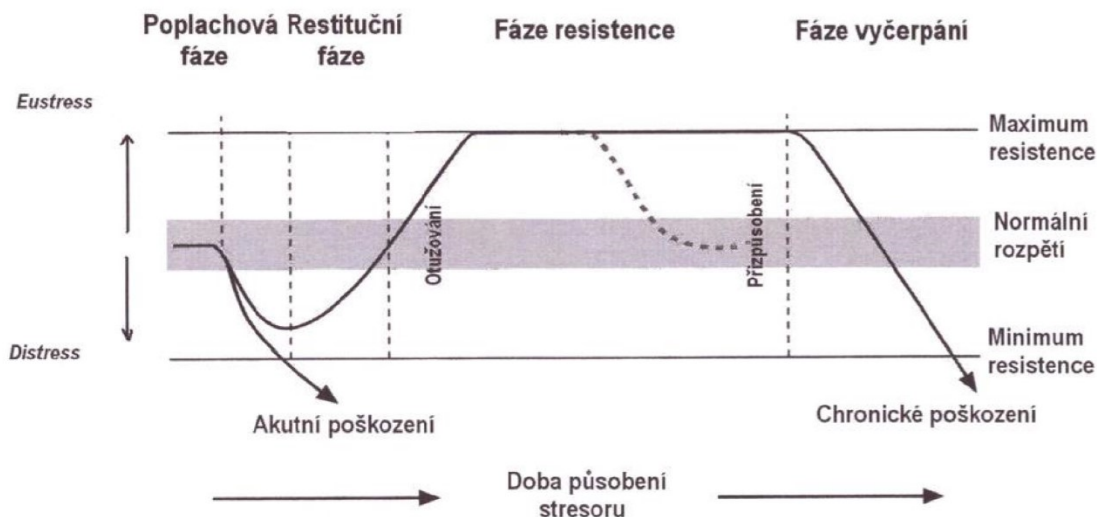
3. Stres u rostlin

Vystavení okolnímu prostředí, napřímo, díky sesilitě znamená větší citlivost rostlin k podmínkám, které mohou způsobovat stres. Stres by se dal charakterizovat jako stav rostliny vyvolaný působením stresového faktoru, který je mimo optimální hodnoty. Někdy je však stres popisován jakožto působení podmínek odchýlených od běžných, pro rostlinu přirozených a fyziologicky optimálních hodnot prostředí, nicméně ty je správné nazývat jako stresové faktory neboli stresory. Působení stresorů vyvolává v těle rostlin kaskády procesů, které mají za úkol opětovně stabilizovat životní procesy, tak, aby, rostlina přežila i ve ztížených podmínkách. Schopnost vyrovnávat

se se stresem, je vlastní každému organismu na Zemi, a neustále se měnící prostředí je i jedním z hnacích motorů evoluce. Avšak na druhou stranu podmínky stresové pro jeden organismus, mohou být optimální pro jiný a nelze mluvit o jednotném optimu pro organismy obecně. Dalším důležitým pojmem z biologie stresu je tolerance stresu čili anglicky „stress tolerance“ a vyhnutí se stresu „stress avoidance“, např. přežití nepříznivého období v orgánech vegetativního rozmnožování, jak je běžné u pouštních rostlin v aridních oblastech (přehled např. v učebnici Taiz a Zeiger 2015). Tolerance je rozmezí mezi optimem a horní únosnou mezí, kterou organismus dokáže tolerovat. V příkladu teplotního optima hrách (*Pisum sativum* L.) roste nejlépe v optimu 20 °C, zatímco sója (*Glycine max* L.) při 30 °C. Když teplota stoupá vykazuje hrách znaky teplotního stresu mnohem dříve nežli sója. Můžeme tedy konstatovat, že sója má větší toleranci ke stresu zvýšenou teplotou (Taiz a Zeiger 2002). Navíc také záleží na aklimaci k působení stresu, v případě vysokých teplot například vystavení rostlin subletálním teplotám, které vede k pozměněné genové expresi a otužení rostlin tak, že vyšší teploty tolerují (Wang et al. 2016; Abu-Romman 2016).

Systematicky se stres rozděluje dle původu na abiotický a biotický. Mezi biotické stresory řadíme okusy herbivory, působení patogenů, kdy je původce živý organismus. Na druhé straně jsou abiotické faktory prostředí, mezi něž bychom řadili vlastnosti prostředí jako dostupnost živin, a též faktorů působení klimatu – teplota, dostupnost vody, ozáření atp. Dalším hodnocením je působení stresu v tom smyslu, zdali je pro organismus letální, či má vliv na výnos, akumulaci biomasy nebo fyziologické procesy. Různé odvětví lidské činnosti zabývající se výzkumem, či využitím rostlin pracují s různým výkladem stresu, jak ve smyslu působení stresorů, stavu organismu či odpovědi organismu, popřípadě dalších navazujících souvislostí stresového působení. Například u zemědělských plodin nás nejvíce zajímá výnos plodin, na druhou stranu v laboratorních podmínkách a primárním výzkumu můžeme sledovat stres na úrovni vnitřních procesů rostliny, který obvykle předchází ztrátám ve výnosu.

Působení stresu můžeme rozdělit na několik etap (Obrázek 4). Začneme s myšlenou rostlinou v normálních, přirozených podmínkách a pro příklad použijeme stres způsobený zvýšenou teplotou. Zvýšení teploty může být skokové, které je většinou pro rostlinu letální. Na druhou stranu, postupné zvyšování teploty dává rostlině čas se přizpůsobovat na měnící se podmínky v prostředí a rostlina je v tomto případě schopna se aklimatizovat. Aklimace je procesem, v němž vystavíme rostlinu novým podmínkám, a ta se na ně přizpůsobí – aklimuje se čili nastolí nové rozmezí optima, v opačném případě, kdy se rostlina nedokáže přizpůsobit vede změna podmínek prostředí k útlumu růstu, fotosyntézy, transpirace a dalších fyziologických parametrů a v důsledku končí smrtí. V tom, zdali je rostlina schopná aklimace hraje roli široké spektrum faktorů, ale především jde o pozvolnost změny.



Obrázek 4: Průběh stresové odpovědi rostlin. Rostlina vystavená stresu, začíná reagovat poplachovou fází, kdy dochází k poklesu ve vitálních funkcích rostliny, pokud je stresor příliš silný a významně naruší buněčnou homeostázi tak dochází k akutnímu poškození. Na fázi poplašnou navazuje fáze restituční a začíná otužování. Fáze rezistence je doba, kdy dochází k přizpůsobení, odeznění stresoru a navrácení k optimálním podmínkám před působením stresu, či ustanovení nového optima růstu v nových podmínkách. Pokud působí stres příliš dlouho, nebo je natolik silný, dochází k fázi vyčerpání, v níž může rostlina přežít, ale na konci, vždy dochází k smrti rostliny. (Převzato z: Lhotakova, 2012; <http://kfrserver.natur.cuni.cz>, upraveno dle Larcher W. (1995)).

V grafu na obrázku 4 je znázorněn obecný průběh stresové reakce. V levé části jsou dva termíny: eustress a distress. Termín eustress a distress je rozdělení stresu na základě míry ovlivňující organismus – eustress je klasifikován jako stres, po jehož působení dojde ke zlepšení funkcí metabolismu organismu a kvyrování se s působením stresoru. Obecně bychom mohli popsat eustress jako lehký, stimulační stres. Na druhou stranu: distress je takový stres, který je na organismus příliš náročný, a působí v jedinci poškození a změny, které mohou v nejkrajnějším případě vést až ke smrti organismu (Selye 1974).

Společné mechanismy stresových reakcí rostlin na působení stresových faktorů zahrnují: 1) aktivaci stresových genů aktivované po působení stresoru, aktivaci transkripčních faktorů (např. HSF – heat shock factor), které se vážou na určité sekvence promotoru (např. HSE – heat shock element), v důsledku čehož dochází k 2) syntéze stresových proteinů (např. dehydriny, HSP – heat shock proteiny o kterých bude více níže v kapitole 3.1, PR-proteiny – „pathogenesis-related“; často společně s HSP), 3) syntéze, aktivaci a působení stresových fytohormonů (především ABA, etylen, v případě biotických stresorů kyselina jasmonová, kyselina acetylsalicylová, atd.) (Ohama et al. 2017). Dále dochází u většiny stresů k vyvolání sekundárního stresu oxidativního a osmotického v následek působení primárního stresoru, jako je vodní stres, extrémní teploty, atd. Oxidativní stres je vyvolán tvorbou a akumulací reaktivních forem kyslíku, osmotický stres je vyvolán dehydratací buňky vedoucí ke změně vodního a osmotického potenciálu (přehled viz Taiz et al. 2015).

3.1 Teplotní stres

Specifickou odpovědí organismů na stresor vysoké teploty, ale i dalších stresorů, je syntéza takzvaných proteinů teplotního šoku – „heat shock proteins“ (HSP), které zprostředkovávají termotoleranci. Prvně byly HSP objeveny v modelovém organismu (*Drosophila melanogaster* Meigen) v šedesátých letech (Vierling 1991). Od té doby byly popsány ve velkém počtu eukaryotických i prokaryotických organismech, mimo jiné i v člověku. V rostlinách byly poprvé HSP popsány v roce 1979, konkrétně v tabáku a sóji (Barnett et al. 1979).

Proteiny teplotního šoku jsou široká rodina proteinů, které hrají v buňce nezastupitelnou roli. Mají funkci molekulárních chaperonů, ubikvitinů a proteáz a pomáhají k stabilizaci konformace proteinů, či ochraně proteinů, které byly poškozeny působením stresoru (Feder a Hofmann 1999). Záměrně zde není použito označení působením zvýšené teploty. Protože ačkoliv se HS proteiny označují dle toho, že byly objeveny při vystavení organismu zvýšené teplotě, ukazuje se, že je to spíše skupina univerzálních obranných jednotek proti širšímu spektru stresu. Například proti změnám pH nebo těžkým kovům (Vierling 1991; přehled Taiz et al. 2015). Navíc při stresu vysokou teplotou obvykle bývá interakce s dalšími stresovými faktory, jako je nadměrná ozáření, stres suchem atp.

Systematické rozdělení rodiny HSP je dle jejich molekulární velikosti. Rozlišujeme například HSP110, HSP90, HSP70, HSP60 a potom další s malou velikostí označené jako sHSP s velikostí od 15 do 42 KD (Trent 1996). U rostlin jsou HSP velmi důležité při procesu přivyknání novým podmínkám, a ačkoliv byla většina pozorování provedena v laboratoři, dalo by se vzhledem ke globálnímu oteplování a rostoucím výkyvům teplot očekávat i ve volné přírodě stále větší důležitost HSP jako mechanismu regulace stresu spojeného s globální změnou klimatu. Například při porovnání termotolerantních a termosensitivních kultivarů pšenice bylo ukázáno, že již při optimálních teplotách exprimují termotolerantní rostliny HSP70 ve větší míře nežli sensitivní kultivary, což může souviset se získanou termotolerancí rostlin rostoucích v teplejším prostředí (Rampino et al. 2019). Také rostliny, které již prodělaly stresující periodu vysokou teplotou mají získanou molekulární paměť HSP a při dalším vystavení teplotnímu stresu mnohem lépe odolávají nežli rostliny, které neprodělaly otužování (Sedaghatmehr et al. 2016).

3.2 Oxidativní stres

je způsoben nadměrnou tvorbou kyslíkových radikálů (Reactive Oxygen Species – ROS), či reaktivních forem dusíku (Reactive Nitrogen Species – RNS). Kyslíkové radikály i RNS jsou přirozenou součástí rostlinných buněk, podílejí se na mnoha signálních drahách v mezibuněčné komunikaci (Das a Roychoudhury 2014). Svoji nezastupitelnou roli hrají i jako aktivní ochrana při napadení patogenem. K tvorbě ROS i RNS dochází přirozeně, ale v optimálních podmínkách se vyskytují v buňce ve

vyváženém stavu se substrátem k metabolismu. V opačném případě, a to při nadprodukci ROS vede tato změna k mnoha fyziologickým změnám, poškozením a poruchám v metabolismu a spouští kaskádu obranných procesů. Poškozovány jsou především různé strukturní makromolekuly v buňce jako lipidy, aminokyseliny, mastné kyseliny atd. Nebo přímo v DNA buňky mohou ROS způsobovat mutace (Møller et al. 2007). Speciální poškození nastává u rostlin na místech světlosběrných komplexů kyslíkovými radikály při nadměrném ozáření, toto poškození se označuje jako fotoinhibice (Takagi et al. 2016).

Rostlina se umí bránit vzniku reaktivních forem, a to jednak snahou předcházet jejich nadbytečnému vzniku, v druhé řadě následuje aktivní ochrana. Aktivní ochrana před ROS se skládá z detoxifikace radikálů, tzv. zhášení volných radikálů pomocí látek zvaných jako antioxidanty, poté dochází k opravení poškozených struktur buněk. Zhášeče volných radikálů jsou jednak enzymatické (např. superoxiddismutázy (SOD) a askorbátperoxidázy (APX atd.) a jednak neenzymatické (cukerné alkoholy, antokyany atd.) (Apel a Hirt 2004).

3.3 Osmotický stres

V rámci klimatické změny se nejen zvyšuje teplota, ale ubývá i dostupné vody. Deficience vody způsobuje osmotický stres, což vede ke změně vodního potenciálu a osmotického potenciálu buněk. Rostlina se snaží zvýšit příjem vody do těla – osmoticky se přizpůsobit. Během osmotického stresu začne rostlina využívat osmoticky aktivní látky (ionty K⁺, Cl⁻, sacharidy). A zároveň započne syntetizovat kompatibilní soluty – osmolyty, jako jsou prolin, glycinbetain, manitol atd. Osmolyty jsou nízkomolekulární metabolicky dále neaktivní látky (Yancey et al. 1982). U rostlin pšenice osmotický stres inhibuje klíčení semen, způsobuje úbytek hmotnosti živé části rostlin a ve spojení se stresem ze zasolení zvyšuje transpiraci (Almansouri, Kinet, a Lutts 2001).

4. Klimatická změna

4.1 Historie klimatu Země a klimatické změny

Rekonstrukce toho, jak se vyvíjelo podnebí na Zemi je důležité pro předvídání budoucího vývoje i pro to, abychom pochopili, jaké změny mohou nastat a co mohou způsobit. Zkoumání klimatu v minulosti je možné vícero způsoby – například díky souvislému zalednění polárních oblastí. V době zamrznání byl současně zachován v malých bublinkách ledu vzduch minulé atmosféry. Tyto vzduchové bublinky, případně je obklopující led jsme dnes schopni extrahovat a analyzovat, a získáme tak velmi přesné a věrohodné informace o klimatu v době zamrznutí. Další možností je radioizotopová analýza uhlíku v biologických materiálech či využití fosilních nálezů živých organismů, kde aplikujeme známé poznatky z přítomnosti a z odlišností nalezených na fosiliích interpretujeme i změny prostředí.

Například vyšší obsah CO_2 v atmosféře vede u rostlin k poklesu počtu průduchů na listech, díky tomu můžeme při nálezů zkamenělého listu (od určeného druhu rostliny) dle počtu průduchů na něm odvodit předpokládanou koncentraci CO_2 v atmosféře v době vývoje listu (McElwain a Chaloner 1995). A od koncentrací CO_2 v atmosféře, jakožto skleníkového plynu, se odvíjí i globální klima, tudíž máme nepřímé důkazy o rozmezí teplot.

V průběhu dějin Země zacházely přírodní podmínky mnohokrát do větších extrémů, než je tomu dnes. Podnebí se měnilo nespočetněkrát, a pokud hovoříme o geologické minulosti v řádech milionů a stovek milionů let, můžeme najít enormní výkyvy v podnebí planety. Ale je třeba mít na paměti, že v té době existoval život na planetě v jiných podobách, než známe dnes. V současnosti bylo zjištěno (Morris et al. 2018), že přechod rostlin na souši byl patrně ranější, než jsme se domnívali, a datuje se do středního kambria, časného ordoviku, tj. asi před 500–480 mil let, a odpovídá současné kolonizaci souše živočichy (Morris et al. 2018). Před touto dobou ve vývoji Země můžeme zmínit například takzvanou „Teorii Země sněhové koule“ (anglicky „Snowball Earth“). Ta předpokládá na základě nálezů jemné sedimentární vrstvy, charakteristické pro ledovcové eroze, nalezené v tehdejších oblastech tropů, že Země byla přibližně před 750–630 miliony lety pokryta vrstvou ledu, která obalila celý povrch Země (Hoffman et al. 1998). Nicméně život tu musel existovat a prosperoval i během tohoto kolapsu globálního klimatu. Avšak nález a doklad rozšíření ledovce v oblastech rovníku vypovídá o poměrně zásadní a nepříznivé změně, která je několikanásobně větší a extrémnější než ta, která probíhá na pozadí dnešní doby (Olcott et al. 2005). Nicméně v té době neexistoval život na povrchu planety na pevninách. A je třeba si uvědomit, že dnešní formy života na Zemi jsou vázány na současné složení atmosféry a klimatické podmínky.

Na druhé straně stojí opačný extrém, a to klima druhohorní (252–66 mil. let) v období dominance plazů a dinosaurů, kdy panovalo výjimečně teplé podnebí (Fletcher et al. 2008). Tropické a subtropické lesy se rozšířily i do vyšších zeměpisných šířek, než je nacházíme dnes. Můžeme to doložit na základě nálezů uhelných ložisek z oblastí Antarktidy. Teplá období se vyznačují výstupem mořských hladin do vyšších poloh. V období pozdní křídý (cca. 100–66 mil. let) to mohlo být až o 270 metrů (Müller et al. 2008). V období navazujícím, a to v třetihorách (cca před 66–20 mil. let), se nejdříve drželo teplé klima, ale později, související s rozpadem kontinentů a ustanovením toků mořských proudů se začala atmosféra ochlazovat, až došlo k zalednění polárních oblastí. Naše nejmladší geologické období – čtvrtohory, které započaly před 3 miliony let, jsou charakteristické střídáním chladných a teplých dob. Hovoříme o dobách ledových (glaciálech) a meziledových (interglaciálech). Střídání těchto období je způsobeno, nejspíše, změnami ve vesmírných cyklech rotace Země – tzv. Milankovičových cyklech. Ty popsal ve 30. letech minulého století srbský fyzik Milutin Milankovič. Milankovičovy cykly jsou periodicky se opakující změny v několika parametrech

Země při putování vesmírem. Jedná se o změny v náklonu Země, precesy, tvaru oběžnice kolem Slunce atd. Cykly bývají v řádech desetitisíců let, či nižších stovek tisíců let. Jejich průběh velmi dobře koreluje se střídáním chladných a teplých období čtvrtohor (Lee et al. 2017). Nicméně předvídání přesného nástupu Milankovičových cyklů spojených s klimatickými projevy je ale kvůli složitosti velmi obtížné (Lee et al. 2017).

4.2 Současná globální změna klimatu

Nepopiratelným dějem probíhající v dnešním světě je klimatická změna, někdy také označována jako globální oteplování podle hlavního parametru změny podnebí. Globální oteplování je děj, během něhož dochází k nárůstu teplot ve většině částí světa v porovnání s průměrnými místními teplotami – obvykle se používají alespoň 30leté průměry. Tato skutečnost s sebou přináší další, na první pohled nezřejmé konsekvence, které se jistě postupně projevují v životních podmínkách a ve způsobu života lidské populace (Metelka a Tolázs 2009). V souvislosti s probíhající klimatickou změnou a globálním oteplováním můžeme očekávat méně chladných dnů a nocí, naopak více se budou vyskytovat vlny veder – období, po které bude teplota zvýšená o několik stupňů nad místní průměrné teploty, a navíc obvykle doprovázené nedostatkem vody. Mění se i rozšíření rostlinných a živočišných druhů. Fauna, a především hmyzí škůdci a patogeny se budou vyskytovat ve vyšších zeměpisných šířkách a nadmořských výškách, protože například, zimní období už nebude natolik chladné, aby bylo letální, a přežijí tu i do další generace (Epstein 2001). Je zřejmé, že klimatická změna zasáhne lidskou populaci velkou měrou ve všech aspektech, i těch nepředvídatelných, v důsledku propojenosti dějů, procesů v ekosystémech a klimatickém systému Země (Intergovernmental Panel on Climate Change 2018).

V souvislosti se střídáním interglaciálních a glaciálních období v průběhu čtvrtohor by se mohlo jevit, že změna klimatu je přirozený proces, který má svou periodu trvání a na konci oteplování by opět mělo přijít ochlazení. Ale lidské aktivity hrubě narušily ekosystémy, klimatický režim Země a jeho zpětnovazební systémy, že se očekává i v budoucnosti vzrůstající trend teplot, přinejmenším do konce tohoto století (Intergovernmental Panel on Climate Change 2018). Oteplování v takové rychlosti jako dnes, je přisuzováno především nárůstu koncentrace skleníkových plynů v atmosféře právě v důsledku antropogenního spalování fosilních paliv a změn ve využívání půdy (Intergovernmental Panel on Climate Change 2018).

5. CO₂ v atmosféře jako skleníkový plyn

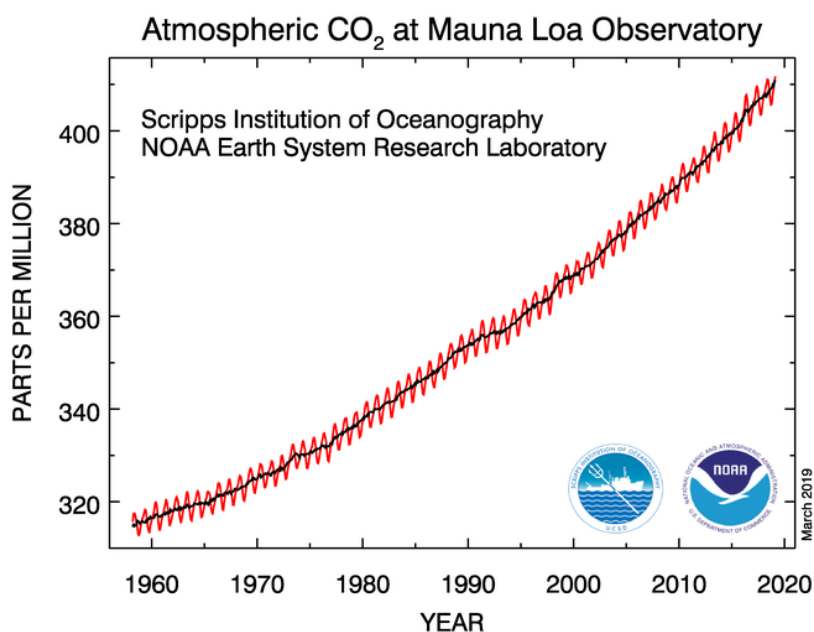
Oxid uhličitý je běžný plyn atmosféry Země i dalších kosmických těles. V přírodě se přirozeně vyskytuje a je pro ni nezbytný. Bez přispění oxidu uhličitého a dalších skleníkových plynů by byla teplota na povrchu Země v průměru nižší asi o 33 stupňů Celsia, místo nynějších 15 °C, asi -18 °C (Cline 1991).

CO₂ je nejhojnější nekondenzující (tzn. má dlouhé časy přetrvání v atmosféře) skleníkový plyn, ale zdaleka ne s nejsilnějším efektem působení. Nejsilnější skleníkový plyn je vodní pára, která je ale plynem kondenzujícím, takže se z atmosféry rychle ztrácí a čas jejího přetrvání v atmosféře je natolik variabilní, že není často zahrnována do klimatických modelů. Ačkoliv jsou plyny, vytvářející skleníkový efekt, pro život na Zemi nezbytné, jejich rychlá a zvýšená depozice do atmosféry naopak způsobuje v současnosti mnoho problémů. To vidíme především v poslední době, kdy teplota roste vysokým tempem, a to především díky zesílení skleníkového efektu antropogenně generovanými emisemi CO₂ a dalších plynů. Za rok 2017 bylo lidskou činností emitováno do ovzduší na 361 53 milionů tun CO₂ (Global Carbon Project 2018) (Obrázek 5). Systematické, každodenní měření koncentrace CO₂ se provádí teprve od roku 1958 – nejstarší stanice je na sopce Mauna Loa na Havajských ostrovech (Obrázek 6). V červenci 2019 zde byla naměřena průměrná koncentrace CO₂ 412 ppm.

Territorial (MtCO₂)

Rank	Country	MtCO ₂
1	China	9839
2	United States of	5270
3	India	2467
4	Russian	1693
5	Japan	1205
6	Germany	799
7	Iran	672
8	Saudi	635
9	South	616
10	Canada	573
11	Mexico	490
12	Indonesia	487
13	Brazil	476
14	South	456
15	Turkey	448

Obrázek 5: žebříček 15 zemí, největších distributorů CO₂ do ovzduší. MtCO₂ – megatuny CO₂. Převzato z Global Carbon Project 2018.



Obrázek 6: vývoj koncentrace CO₂ v atmosféře měřený na stanici Mauna Loa na ostrově Havaii. Červeně je naznačena sezónní dynamika naměřených hodnot, černě střední hodnoty vyznačují trend nárůstu. Převzato z NOAA/ESRL 2019.

6. RubisCO u různých typů metabolismu rostlin

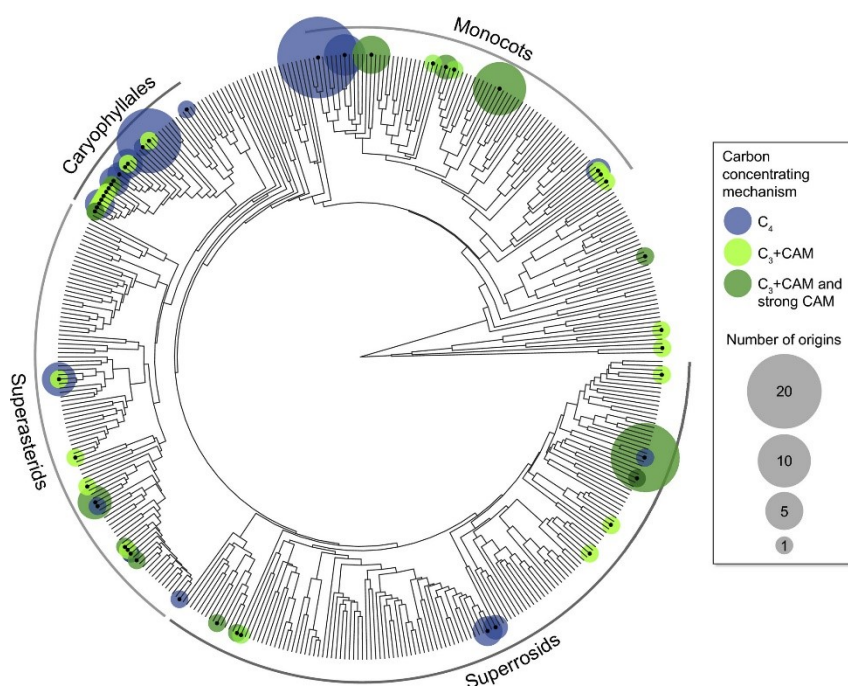
Ribulosa 1-5 bisfosfát karboxyláza-oxygenáza (RubisCO), je nejrozšířenějším proteinem na planetě Zemi, na jednoho člověka připadá až pět kilogramů RubisCO, a zároveň je to pravděpodobně nejdůležitější protein v přírodě a můžeme ho najít ve všech doménách života – archea, bacteria, eukaryota. (Ellis 1979). Je to velmi starobylý enzym, jenž je klíčový pro celou biosféru, účastní se procesu zapracování až více jak 90 % veškerého anorganického uhlíku do biomasy prostřednictvím fixace uhlíku ve formě CO₂ do organických sloučenin v procesu fotosyntézy (Erb a Zarzycki 2018). Fotosyntéza je životně důležitý děj u rostlin a bez enzymu RubisCO by nebyla možná, proto je zde RubisCO rozebráno více do hloubky.

Evoluční vývin enzymu RubisCO se datuje do dob prvních organismů planety, až 3,5 miliardy let nazpět (Badger a Andrews 1987). Předcházelo a zapříčinilo pravděpodobně největší změnu v podmínkách panujících na planetě i života samotného. V dobách krátce po vzniku života, panovaly na Zemi výrazně odlišné podmínky v porovnání s dnešními. Když pomineme teploty, intenzitu sluneční radiace a další proměnné, tou nejvýraznější odlišností tehdejšího světa bylo složení atmosféry bez podílu kyslíku a s mnohonásobně větším poměrem CO₂. V těchto dobách vznikla, dnes nevýhodná, oxygenázová aktivita enzymu RubisCO. Pro RubisCO v tehdejších dobách nebyl problém s malou účinností zpracování kyslíku, protože kyslík nebyl k dispozici. Po expanzi producentů kyslíků a následného nastartování ekosystémů se spustila řetězová reakce známá jako „velká oxygenace“ (Holland 2006; Badger a Andrews 1987). A RubisCO si tedy s sebou nese energeticky ztrátovou schopnost oxygenázové aktivity.

Oxygenázová aktivita by nebyla problémem ani v pozdějších fázích vývoje planety. CO₂ se v atmosféře vyskytoval stále velmi hojně, zřejmě v mnohem vyšších hodnotách než dnes (McElwain a Chaloner 1995), během druhohor v koncentracích přes 1100 ppm (Fletcher et al. 2008). Ale jak se vyvíjela planeta, evoluci podléhaly i organismy a RubisCO nevyjímaje. Enzym RubisCO má tudíž mnohonásobně vyšší afinitu k oxidu uhličitému nežli kyslíku. Problém vyvstal po uložení uhlíku do fosilních paliv, čímž se koncentrace CO₂ snížila natolik, že oxygenázová aktivita byla, a je, stále běžnější a uplatňuje se především u rostlin s C₃ typem metabolismu v procesu zvaném fotorespirace. V návaznosti na tyto děje se začaly vytvářet nové principy, jak si s tímto poradit, a to dalo vzniknout C₄ typu metabolismu rostlin – přítomného mimo jiné i v extrémně úspěšné čeledi *Poaceae*. První rostliny s C₄ metabolismem vznikly pravděpodobně během Oligocénu před 24 – 35 miliony lety, kdy se rozšířily na dosud neobsazené niky pouštních a polopouštních oblastí (Sage 2004).

V současné době rozeznáváme základní typy metabolismu rostlin – C₃, C₄ a speciální modifikaci C₄ metabolismu, známou jako CAM metabolismus (z anglického „Crassulacean acid

metabolism“), nicméně existuje celá řada přechodných typů mezi těmito hraničními třemi typy metabolismu, a navíc se mohou typy metabolismu vyskytovat u různých ontogenetických stádií rostlin či ekotypů (Edwards 2019). Vývojově nejstarší metabolismus je C3 typ a provozuje ho stále drtivá většina rostlin. C3 metabolismus je i základem, ze kterého se odštěpily odvozené formy metabolismu C4 a CAM. Jedná se o typy metabolismu podmíněné anatomickou strukturou listu, jak bude zmíněno níže a v evoluci došlo mnohokrát k opakovanému vývoji různých typů metabolismu (Edwards 2019). Například C4 fotosyntéza se vyvinula evolučně nezávisle více než 60x (Sage 2016; Obrázek 7).



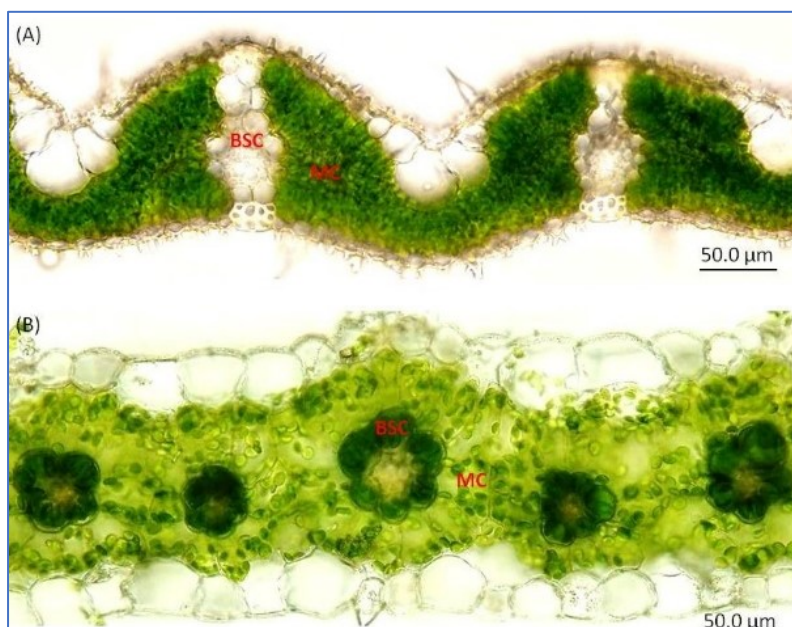
Obrázek 7: Fylogenetické rozdělení původu C4, C3 a CAM metabolismu. Fylogenetický strom semenných rostlin je převzat z (Harris a Davies 2016). Modré kruhy představují původ skupin s C4 metabolismem. Světle zelené představují linie s C3 a CAM metabolismem. Tmavě zelené představují linie, které obsahují C3 a CAM, stejně jako silný CAM typ. plocha kruhů je úměrná celkovému počtu původů v každé rodině, viz popis kruhů napravo od obrázku. Převzato z: Edwards 2019.

Fotosyntéza ve své sekundární fázi má za úkol fixovat anorganický uhlík získaný z CO₂ do organických, energeticky bohatých sacharidů. C3 metabolismus začíná vstupem vody a CO₂ z prostředí dovnitř listu a zde karboxylací za pomoci enzymu RubisCO v Calvinově cyklu vzniká první meziprodukt – tříuhlíkatý fosfoglycerát (odtud pojmenování C3). Rostliny s tímto typem metabolismu jsou

nejčastější, ale jejich rozšíření kopíruje optimální podmínky, ve kterých funguje Calvinův cyklus s pozitivním výtěžkem nad fotorespirací – a to jsou především chladnější části světa s dostatečnou zásobou vody, tedy především mírný a subarktický pás.

Jinou strategii pozorujeme u takzvaných C4 rostlin, u kterých můžeme vidět rozšíření především v teplejších místech světa, v rovníkovém, tropickém pásu, a to díky tomu, že umí kompenzovat ztráty způsobené fotorespirací, která se vyskytuje u C3 rostlin kvůli oxygenázové aktivitě RubisCO. C3 rostlin probíhá v chloroplastech fixace pomocí RubisCO v Calvinově cyklu zároveň s fotolýzou vody a produkcí kyslíku. C4 rostliny (jinak také rostliny s Hatch-Slackovým cyklem) jsou známé změnou anatomické stavby tzv. věnčitou anatomií listu (Obrázek 8), kdy u C4 rostlin se buňky pochev cévního svazku výrazně strukturálně a fyziologicky odlišují od zbývajících buněk mezofylu –

Calvinův cyklus zde probíhá pouze v chloroplastech buněk pochev cévního svazku, kde jsou strukturálně odlišné, tzv. agranální chloroplasty, které neobsahují grana, a tedy ani fotosystém PS II a tedy nedochází k produkci molekulárního kyslíku, při fotolýze vody, který by umožňoval fotorespirační oxygenázou aktivitu RubisCO (přehled Taiz a Zeiger 2015; Obrázek 9).

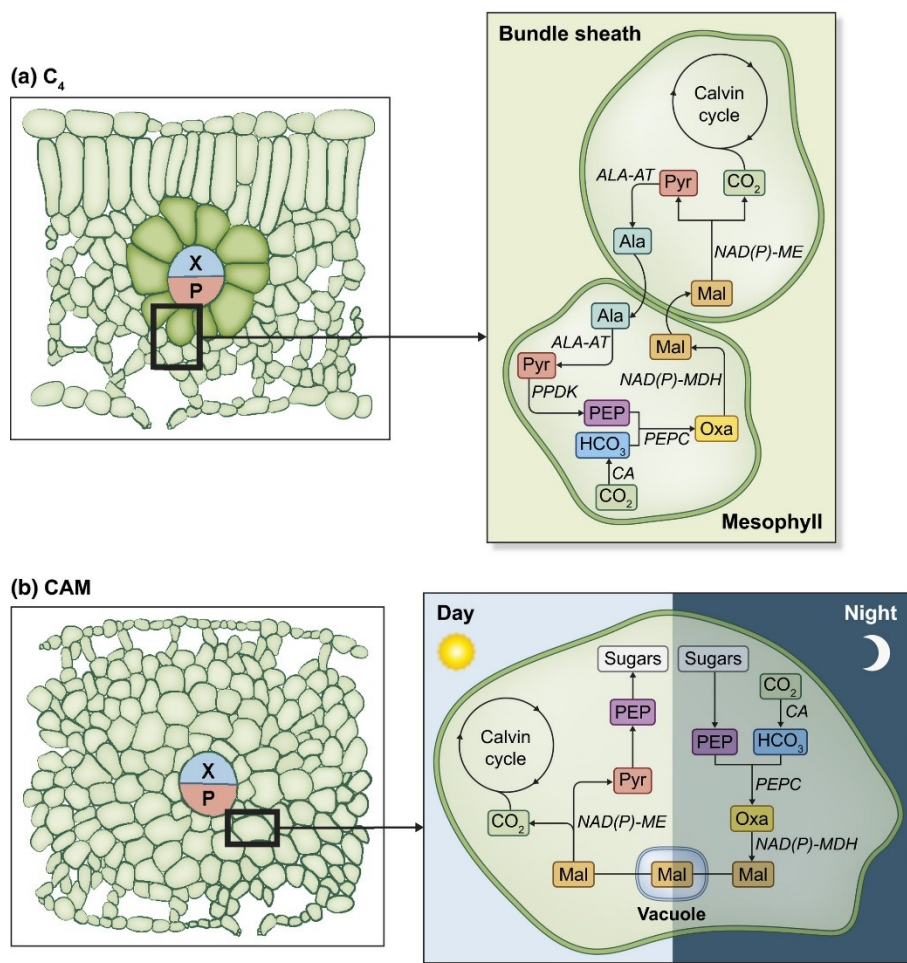


Obrázek 8: Porovnání stavby listu u C3 a C4 rostlin na příkladu vybraných obilovin (trav). (A) C3 rostlina – Rýže setá; (B) C4 rostlina – Bér zelený s věnčitou anatomii listu. BSC: Buňky pochev cévních svazků; MC: mezofylové buňky. Převzato z: Karki et al. 2013.

Buňky mezofylu fixují CO_2 za pomoci enzymu fosfoenolpyruvátkarboxylázy (PEPc) do čtyř-uhlíkaté sloučeniny oxalacetátu (proto C4 rostliny), který dává vznik malátu (např. u kukuřice a čiroku) nebo aspartátu (u prosa), který se poté přesouvá do buněk pochev cévního svazku, kde dochází k uvolnění CO_2 , který poté postoupí do Calvinova cyklu (obrázek 9).

Evolučně víme, že vznik C4 typu metabolismu je vždy spojen

s anatomicou adaptací věnčité anatomie listu, kdy u C4 rostlin se buňky pochev cévního svazku výrazně strukturálně a fyziologicky odlišují od zbývajících buněk mezofylu (Sage 2016, Edwards 2019; viz obrázek 8). CAM metabolismus, kde je tzv. časová kompartmentace procesů karboxylace a fixace CO_2 , je odvozenější verzí C4 metabolismu, kde je tzv. prostorová kompartmentace procesů karboxylace CO_2 a fixace CO_2 (Obrázek 9) je pozorován výhradně u rostlin rostoucích v extrémně teplých podmínkách, jako jsou pouště a polopouště. CAM rostliny musí výrazně omezovat ztráty vody, proto fixace CO_2 do malátu probíhá pouze v noci, přes den jsou průduchy zavřené a pouze se spotřebovává CO_2 nashromážděné v noci.



Obrázek 9: základy biochemie a anatomie C4 a CAM. V rostlinách C4 PEP karboxyláza fixuje CO₂ v buňkách mezofylu a malát se přenáší do buněk pochev cévních svazků za účelem dekarboxylace a následné fixace enzymem RubisCO a Calvinovým cyklem. Rostliny C4 potřebují pro efektivní fotosyntézu vysoký poměr pochev cévních svazků a mezofylu. Jedná se o tzv. prostorovou kompartmentaci karboxylace a fixace CO₂. Převzato z Edwards 2019.

V rostlinách CAM funguje PEP karboxyláza v noci, malát je uložen přes noc ve vakuolách. Během dne je dekarboxylován a fixován pomocí enzymu RubisCO ve stejných buňkách. Jedná se o tzv. časovou kompartmentaci karboxylace a fixace CO₂. Silný cyklus CAM je podporován velkými buňkami a nízkou mezofylovou vodivostí, což pomáhá při skladování malátu a omezují ztráty CO₂ během dne.

Mezi tyto výhradně rozdělené cesty zpracování oxidu uhličitého, se ale vyvinuly rostliny, u nichž najdeme přechodné typy různých typů metabolismu C3, C4 a CAM (Edwards 2019). U některých rostlin se může vyskytovat jak C3 metabolismus, tak C4, a to buď současně – např. rod *Alloteropsis* z čeledi Poaceae (viz review Edwards et al. 2019) – nebo odděleně podle ekotypu rostliny – *Eleocharis vivipara*: C3 metabolismus u listů rostoucích akvaticky, C4 u terestrických forem (Ueno et al. 1988) Současný výzkum (Dunning et al. 2019) ukazuje, že různé fotosyntetické metabolické fenotypy trávy *Alloteropsis semialata* jsou spojeny s pozměněnou genovou expresí. Fylogeneticky orientovaná srovnávací transkriptomika v této práci ukazuje, že přechodné metabolické fenotypy se slabým cyklem C4 jsou odděleny od fenotypu C3 zvýšením exprese 58 genů (0,22 % genů exprimovaných v listech), včetně těch, které kódují tři klíčové C4 enzymy, a to PEPc, aspartátaminotransferázy (AspAT), a fosfoenolpyruvátkarboxykinázy (PCK). Následný přechod k plnému C4 typu metabolismu byl

doprovázen zvýšením genové exprese dalších 15 genů (0,06 %), včetně klíčového C4 enzymu pyruvátfosfát dikinázy (PPDK). Některé rostliny také můžou přecházet z jednoho typu metabolismu na druhý v průběhu ontogeneze – V mladých listech kukuřice probíhá C3 cyklus, kdežto později již C4 cyklus. Nedávno byl dokonce objeven fakultativní CAM typ metabolismu u šruchovitých rostlin (*Portulacaceae*) s přechodným typem C3-C4 fotosyntézy (Winter et al. 2019). Tato metabolická flexibilita je další z adaptací rostlin, které umožňují přežití v extrémních a stresových podmínkách (Edwards 2019).

7. C3 rostliny pod stresem z vysokých teplot a působením zvýšené koncentrace CO₂

7.1 Zvýšení teplot a reakce C3 rostlin

Vzhledem k zaměření této práce především na obilniny, bude i v této kapitole přednost věnována z největší části pšenici a rýži, v druhé řadě pak ječmenu, žitu a dalším obilninám, popřípadě dalším experimentálním plodinám. Je to z toho důvodu, že jak pšenice, tak rýže jsou globálně nejvíce pěstovanými obilovinami s C3 metabolismem.

Ontogeneze – vývoj jedince v čase – je citlivý proces, během něhož může, zejména v raných fázích, i malé vychýlení z optimálních podmínek znamenat nevratné změny, či poškození ve výsledném fenotypu, a v jistých případech mohou být změny až letální. Obecně vzato, teplota je vedle ozáření pravděpodobně nejdůležitější faktor ovlivňující ontogenezi rostlin. Pokud budeme uvažovat o ontogenezi od vzniku zygoty do smrti rostliny, v každé fázi vývoje a života rostliny můžeme najít určité ovlivnění teplotou, které se projevuje specifickou odpovědí rostliny. Rád bych v následujících odstavcích shrnul dosavadní poznatky o vlivu teploty na ontogenezi a fyziologické pochody některých významných plodin světa.

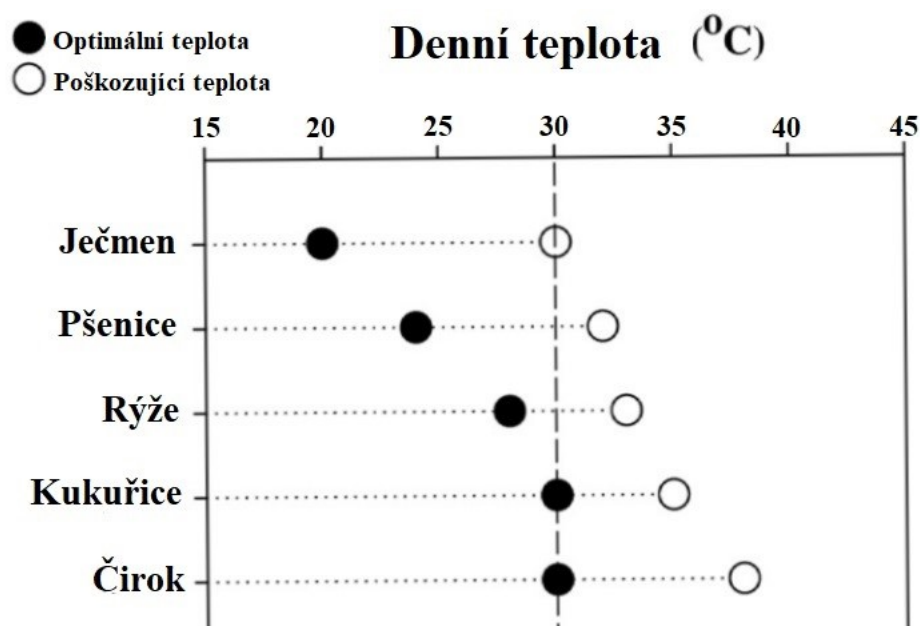
Zajímavé poznatky a pohled na souboj rostlin s vyššími teplotami přináší (Hatfield a Prueger 2015), kteří mimo jiné zmiňují na první pohled méně zřejmou konsekvenci klimatické změny. Tou je zvýšená nejnižší teplota, ve které rostlina prodělává svůj vývoj. U mnohých rostlin je známo, že pro přechod z vegetativní fáze do fáze kvetení, potažmo tvorby plodu, vyžadují proces nazvaný „jarovizace“, či „vernalizace“. Jarovizace shrnuje potřebu rostliny, prodělat dobu s určitým počtem chladných hodin, k tomu, aby se dostavil nástup kvetení nebo přechod z dormantní fáze do aktivní. Touto problematikou se také zabývala práce (Saisho et al. 2011), která studovala vliv jarovizace na různé kultivary ječmene. Ječmen se na základě nároku na prodělání chladných období rozlišuje na dva typy – jarní a ozimý. U jarního typu je potřeba minimální jarovizace a rostlina klíčí a tvoří přírůstky biomasy velmi rychle, kdežto ozimá forma ječmene vyžaduje hlubší a delší chladné období (v teplotách

mezi -7 až 4 °C po několik týdnů) bez kterého vývoj dále nepokračuje nebo je značně poznamenán, což se projeví na rychlosti a kvalitě vývoje. Autoři rozdělili rostliny ječmene podle kultivaru a dle jeho nároku na vernalizaci a sledovali v pokusu jaká bude morfologie po prodělání či vynechání chladného období. U ozimých kultivarů nevystavení chladným teplotám znamenalo významné zpoždění vývoje, např. u kultivaru „Marumi 16“ zhruba o deset dní (Saisho et al. 2011).

Stejnou problematiku, avšak mimo obiloviny můžeme sledovat např. u ovocných stromů. Pro příklad, jablň domáci, v závislosti na kultivaru, vyžaduje k produkci květů, průměrně 1000 chladných hodin s teplotou kolem 3-6°C (Babita 2015). Třešeň domáci, se požadavky na počty chladných hodin pohybuje v rozmezí 700 až 1300 o teplotě pod 6 °C, nicméně též můžeme vidět velkou variabilitu mezi různými kultivary. Relativně nenáročnou se jeví vinná réva, kde se udávají desítky, či nižší stovky chladných hodin (Londo a Johnson 2014).

V práci (Hatfield a Prueger 2015) je také zmíněna predikce, že v souvislosti s rostoucími nejnižšími teplotami, bude v budoucnosti pěstování rostlin s potřebami chladných hodin nad 700, v oblasti Kalifornie, USA, velmi obtížné. Pěstování pšenice a ječmene a úbytek ve výnosech kvůli zvýšeným nočním teplotám a snížení jarovizace je již pozorovaným jevem a práce (Prasad et al. 2017) uvádějí, že při zvýšení noční teploty o 6 stupňů Celsia na dobu 10 dnů a snížení jarovizace u pšenice a ječmene, znamenalo snížení výnosu o 7 % u pšenice a 6 % u ječmene. V tomto příkladu je dokonale znázorněno, že změna podmínek není jen problémem extrémů – extrémně vysokých teplot, sucha atp., ale také přenesením celkových průměrů jiným směrem.

Pokud budeme hovořit o zvyšujících se průměrných teplotách, je třeba uvést, že rostliny mají své optimum, ve kterém aktivně probíhá zaznamatelný růst. Toto rozmezí optimálních teplot je velmi variabilní jak mezi druhy (Obrázek 10), tak mezi jednotlivými kultivary druhů. Různé rostliny rozdílně časují své fenologické fáze v reakci na exogenní činitele prostředí. Je proto pochopitelné, že není možné změny teplot univerzálně aplikovat na všechny druhy a kultivary rostlin.



Obrázek 10: převzato a upraveno dle Prasad et al. 2017.

V centru naší pozornosti stojí především stále vyšší maximální teploty, kterým je rostlina vystavena, což je z toho důvodu, protože je to právě nejvyšší či nejnižší teplota, jež nám definuje, kde ještě rostlina růst dokáže a co už je teplota neslučitelná s růstem, potažmo se životem. Ukazuje se totiž, že obzvláště během některých fází života jsou rostliny citlivější k odklonu od optima než v jiných. Z úvahy i experimentálního pozorování se jeví, že takto choulostivé fáze života jsou během fáze kvetení, přenosu pohlavních buněk a embryonálního vývoje (Hedhly 2011; Asseng et al. 2015; Prasad et al. 2017). Během kvetení a přenosu samčích pohlavních buněk je rozmezí teplot, ve kterých jsou samčí gamety stále ještě životaschopné velmi striktní. Pozorování provedené na rýži ukazuje, že pokud v průběhu kvetení, v jeho maximální fázi, je rostlina vystavena teplotám vyšším než 35 °C, je zde vysoké procento pravděpodobnosti, že pyl bude sterilní (Yoshida 1981). Tato práce také popisuje fenomén, že vztah mezi teplotou a délkou fenologických fází rýže koreluje v lineární závislosti. Dle této premisy se řídí v zemědělství celá řada rozhodovacích procesů – zejména je to základní předpoklad pro výběr oblasti pěstování dané plodiny. Například pěstování rýže na ostrově Hokkaidó v severním Japonsku, bylo rozhodováno právě na základě znalostí vztahu fenologie k teplotě (Yoshida 1981).

Fenologické odchylky způsobené zvýšenou teplotou byly popsány u mnoha druhů rostlin. V práci (Fabian et al. 2019) pozorovali autoři zkrácení doby k dosažení kvetení u pšenice. Nástup kvetení se zkrátil o tři dny při zvýšených teplotách, oproti růstu rostlin v optimálních teplotách. Zkrácení fenologických fází je signifikantní i u chmelu (*Humulus lupulus* „Saaz“ L.) pěstovaného v České republice (Mozny et al. 2009). U ovocných stromů je situace obdobná, fenologické fáze se kvůli oteplování dostavují dříve než v minulosti. Nástup kvetení ovocných stromů se při teplotě o 1 °C vyšší než je dlouhodobý průměr dostavuje o pět dní dříve (Chmielewski et al. 2004).

Proděláním vývoje ve zvýšené teplotě se projevuje i anatomickou aklimací listu a ovlivňuje metabolickou aktivitu listu jako takového. Djanaguiraman et al. (2011) ve své práci představují výzkum provedený na sóji (*G. max*) s tím, že uvádějí, že po vystavení rostliny stresu vysoké teploty (o deset stupňů Celsia nad optimální) došlo ke snížení fotosyntetické aktivity v listech o 20 %. Dále ve stejných rostlinách došlo k snížení vodivosti průduchů a změnám ve stavbě již vzrostlých listů – zvětšila se tloušťka palisádového parenchymu i parenchymu houbového. Teplotní stres v tomto pokusu též způsobil poničení thylakoidních membrán i chloroplastů. Zároveň se o 82 % zvýšil obsah redukcujících sacharidů v listech vystavených teplotnímu stresu.

Nicméně popis působení vlivu neoptimálních teplot na růst rostlin, je možné výhradně v laboratorních a experimentálních podmínkách. V přírodě se nesetkáváme s odděleným působením teploty a dalších stresových faktorů, proto je vhodné brát zřetel, že i většina publikovaných prací má sledovat více než jeden stresový faktor.

7.2 C3 rostliny v reakci na více stresových faktorů

Reakcí rostliny na zvýšenou koncentraci CO₂ v prostředí je specifická fyziologická odpověď – přivírání průduchů (Larcher 2003). Rostlinné průduchy jsou vstupní branou pro atmosférický oxid uhličitý, který je dále v rostlině využíván jako substrát pro fotosyntézu. Průduchy rostlin plní nezastupitelnou roli, a proto jsou i citlivě regulovány – pokud je koncentrace CO₂ v listu nedostatečně vysoká, aby optimálně probíhala fotosyntéza, dojde k otevření průduchu a tím pádem k difúzi plynu směrem do mezibuněčných prostor listu. Směrem vně dochází při otevření průduchu k uvolňování vodní páry z listu. Po dostatečném nasycení listu CO₂ se průduch opět přivírá. V zemědělství nám budiž dokladem nepříznivého současného působení vyšší koncentrace CO₂, teploty a sucha, snížení výnosu. Práce (Alemayehu et al. 2014) ukazuje, že během zvýšené teploty a koncentrace CO₂, při zachování optimálního přísunu vody, byl úbytek ve výnosu ječmene (*H. vulgare*) 14 %. Ve stejném experimentu, kdy byl ale i přísun vody omezen, byl úbytek výnosu až 53 %.

Pokud budeme uvažovat simultánní působení stresu z nedostatku vody a stresu z vysokých teplot, můžeme vysledovat též významný úbytek ve výnosu a fertilitě rostlin během opylování (Fabian et al. 2019). V práci (Fabian et al. 2019) experimenty simulovaly působení vysokých teplot a nedostatku vody na dva kultivary pšenice. Jednalo se o teplotně citlivý kultivar „Cappelle Desprez“, a tolerantní kultivar „Plainsman V“. Pokus byl proveden na rostlinách rostoucích v kultivační místnosti při simulovaných optimálních teplotách a dostatečné závlivce. V momentě dozrání mikrospor byly rostliny přesunuty do kultivační místnosti se zvýšenou teplotou a omezenou závlivkou a byly ponechány k dosažení fyziologické dospělosti, která je definována fenologickou fází, kdy se stopka klásku zabarví

žlutě. Po skončení kultivace ve zvýšené teplotě byly zkoumány morfologické a fyziologické změny – klíčivost pylu, změna v morfologii tyčinek a pestíků, celkový vzhled rostlin, výskyt kyslíkových radikálů v rostlině atp. Citlivý kultivar „Cappelle Desprez“ vykazoval stáčení listů a projevy celkové dehydratace tři dny po začátku kultivace ve zvýšené teplotě. Kultivar „Plainsman V“ vykazoval pouze stáčení nejvýše lokalizovaných listů, a to až pět dní od počátku experimentu. Stejně tak v dalších aspektech se projevovaly význačné rozdíly mezi kultivary – květy „Cappelle Desprez“ jeví pokles ve fertilitě o 56 % v apikální části a o 39 % na bázi květenství. U „Plainsman V“ k signifikantním změnám ve fertilitě květů nedošlo. Práce (Fabian et al. 2019) dále popisuje u kultivaru „Plainsman V“ pokles v rostlinné produkci o 8 %, kdežto u citlivého kultivaru „Cappelle Desprez“ to bylo o 55 %. U pšenice byl též popsán velký nárůst v koncentraci ROS a RNS, tedy výrazný osmotický stres, a zároveň zvýšená míra exprese HSP při vystavení teplotnímu stresu a suchu (Fabian et al. 2019; Abu-Romman 2016).

Výsledky podobné práci (Fabian et al. 2019) na pšenici prezentovala i práce (Chaturvedi et al. 2017) na kultivarech rýže. V této práci byl uváděn významný pokles výnosů (pokles více než 6 %) u kultivarů „NL-44“ a „Pusa 1121“ při kombinaci zvýšených hodnot koncentrace CO₂ (zvýšení o ~200 ppm. CO₂) a teploty (teploty vyšší o 3-4 stupně Celsia). Expres HSP v rýži byla zvýšena pod vlivem vodního stresu i stresu teplotního, při kombinaci dvou stresorů bylo zvýšení zastoupení HSP největší (Jagadish et al. 2011). Navíc práce (Chaturvedi et al. 2017) popisuje i zhoršení kvality a nutričních hodnot zrn rýže pěstované ve stresových podmínkách. Tedy zhoršené fyziologické parametry odpovídají snížení výnosu

Pokles výnosu v důsledku stresového působení faktorů klimatické změny vykazují i jiné plodiny. Z České republiky pochází práce od autorů Mozny et al. (2009) provedená na chmelu (*Humulus lupulus* „Saaz“). Tato práce ukazuje, že ačkoliv v minulosti od posledních sto let výnosy vždy ročně vzrůstaly, posledních 20 let začaly stagnovat, a dokonce v posledních letech klesat. Společně s výnosy došlo i k poklesu kvality chmele (ve zmíněné práci měřenou a posuzovanou obsahem alfa kyselin). Dle modelu autoři předpokládají v příštích desítkách let úbytek ve výnosu 7-10 % a snížení kvality až od 30 %, a to především kvůli stále rostoucím teplotám a zhoršené dostupnosti vody.

Výše zmíněné pokusy demonstrovaly, že teplota a sucho velkou měrou zasahuje do ontogeneze plodin, a především při skokovém zvýšení. V přirozeném prostředí má rostlina relativně dosti času se aklimovat. Studie provedená autory Véghe et al. (2018) sledovala změnu ve fyziologických procesech (rychlost asimilace, rychlost transpirace) pěti různých kultivarů evropské ozimé pšenice. Byla popsána velká variabilita odpovědi mezi kultivary, nicméně studie vesměs dokázala, že postupná aklimace je pro rostliny zásadní a dokáže zmírnit projevy teplotního stresu. Autoři popisují, že aklimace na zvýšenou teplotu zapříčinila větší odolnosti fotosyntetického aparátu, funkčnost průduchů,

schopnost RubisCO aktivázy účinněji pracovat i za vyšších teplot a účinnější disipací tepla (Végh et al. 2018). Aklimace ve vyšší teplotě vedla ke všeobecnému zmírnění projevů teplotního stresu. Autoři shrnují, že stimulativní stres – eustres je pro rostliny velmi důležitá část ve zvyšování odolnosti ke stresovým podmínkám.

Většina provedených pokusů sleduje pouze jeden stresový faktor, či dva stresové faktory, ale obsáhnout celé spektrum stresorů, které působí v přírodě je prakticky nemožné. Autoři Zandalinas et al. (2018) provedli syntézu několika prací zabývajících se stresem u *Arabidopsis thaliana*, ovocných stromů, obilovin a dalších plodin, aby ukázali, že většina stresorů při simultánním působení ještě umocňuje negativní projevy stresového působení, ale díky interakcím nemusí být odpověď aditivní.

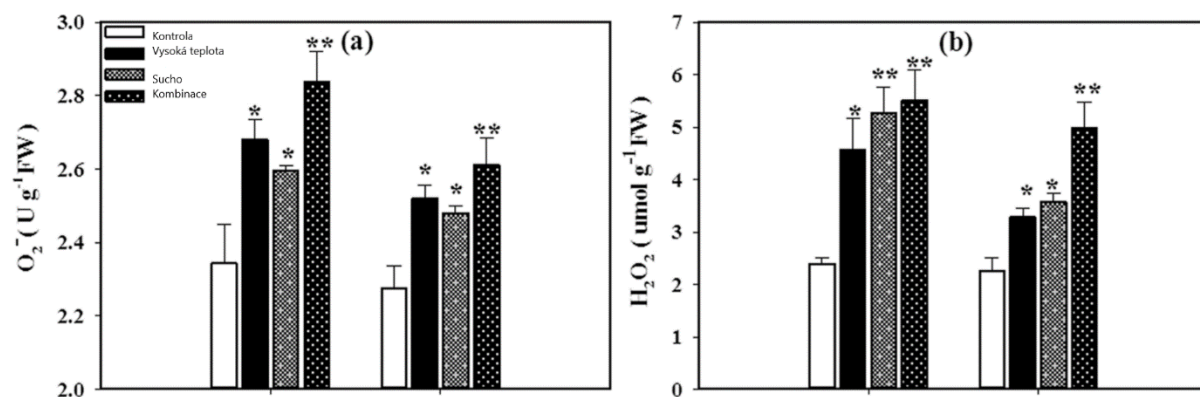
8. C4 rostliny pod stresem z vysokých teplot a působením zvýšené koncentrace CO₂

8.1 Zvýšení teplot a reakce C4 rostlin

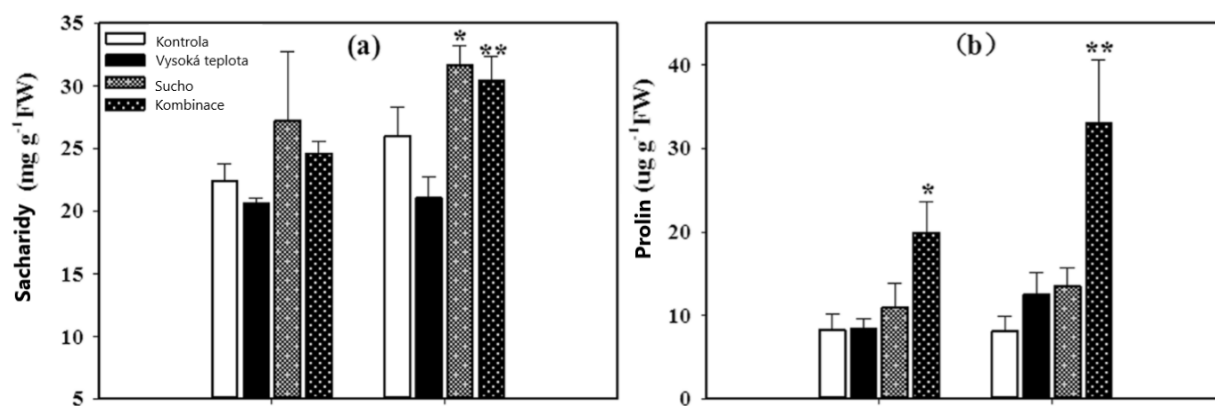
Příliš vysoké teploty nad optimem rostlinného druhu jsou velkým problémem a většina fyziologických procesů více reaguje spíše na vysoké teploty než na vysoké koncentrace CO₂ (Kim et al. 2007). Pro kukuřici platí, že optimální teploty, při kterých probíhá nejúčinněji fotosyntéza v listech je 31 °C, ale ukazuje se, že už při teplotě nad 37 °C je fotosyntéza značně inhibována a celková inhibice nastává zhruba při teplotě 45 °C (Kim et al. 2006; Tollenaar 1989). Stejně se chová i pyl kukuřice, který je maximálně životaschopný při 32 °C, ale při teplotách nad 35 °C začíná na životaschopnosti ztrácet (Eyshi Rezaei et al. 2015). Demonstrování životaschopnosti pylu bylo provedeno autory (Lizaso et al. 2018), kdy byly pěstovány dvě skupiny rostlin kukuřice, první skupina byla umístěna do chladného skleníku, kde byla teplota 26°C a druhá do skleníku, kde byla teplota zvýšená až na 40 °C. Pokud se pyl z prostředí se zvýšenou teplotou přenesl na rostliny do optimálních podmínek, vykazoval signifikantní ztrátu životaschopnosti. Fertilita samičích pohlavních orgánů byla též testována, a to tím způsobem, že byly rostliny ponechány v růstu ve zvýšených teplotách (až 39 °C) a při kvetení byly opyleny pylem z rostlin, které rostly v optimálních podmínkách a ukázalo se, že zvýšená teplota způsobuje snížení fertility i v samičích orgánech. Obecně panuje shoda, že na výslednou podobu a kvalitu plodin mají změny, během období kvetení a doby těsně předním, zdaleka největší vliv (Gabaldón-Leal et al. 2016; Vanaja et al. 2011; Bassu et al. 2014).

Pokus (Hussain et al. 2019) provedený na dvou kultivarech kukuřice („Xida 319“ a „Xida 889“) měl sledovat celkový vzhled rostlin po pěstování v podmínkách s nedostatkem vody a ve zvýšené teplotě. Práce popisuje, že synergické působení sucha a vysoké teploty je významnější nežli působení pouze jednoho druhu stresu. Na začátku této studie jsou popsány následky působení sucha a vysoké teploty na dva kultivary kukuřice: u obou došlo k významné redukci v celkové výšce rostliny, celkové váze sušiny rostliny, plochy listů, průměru stonku a dalších morfologických znaků. Na úrovni fotosyntetických parametrů zkoumané kukuřice autoři došli k závěrům, že u obou kultivarů došlo po vystavení teplotnímu stresu a suchu ke snížení koncentrace chlorofylu v listech, vodivosti průduchů, rychlosti transpirace, rychlosti čisté fotosyntézy. Ke obdobné závěry konstatuje i práce autorů Hama a Mohammed (2019). Na druhou stranu je v práci Hussain et al. (2019) podotknuto, že pokud byla rostlina stresována pouze vysokou teplotou, rychlost transpirace se zvýšila. Můžeme tedy opět potvrdit, že společné působení většího počtu různých stresorů zdůrazňuje negativní projevy.

V další části téže citované práce Hussain et al. (2019) je studován projev osmotického stresu při působení zvýšené teploty a sucha. S významným nárůstem koncentrace ROS (Obrázek 11) se zvýšila i hladina antioxidantů, nejvíce signifikantní nárůst byl v případě superoxiddismutázy (SOD). Též došlo ke zvýšení koncentraci osmoticky aktivních látek v rostlině. Nárůst koncentrace byl zaznamenán jak v případě prolinu, tak v případě sacharidů (Obrázek 12).



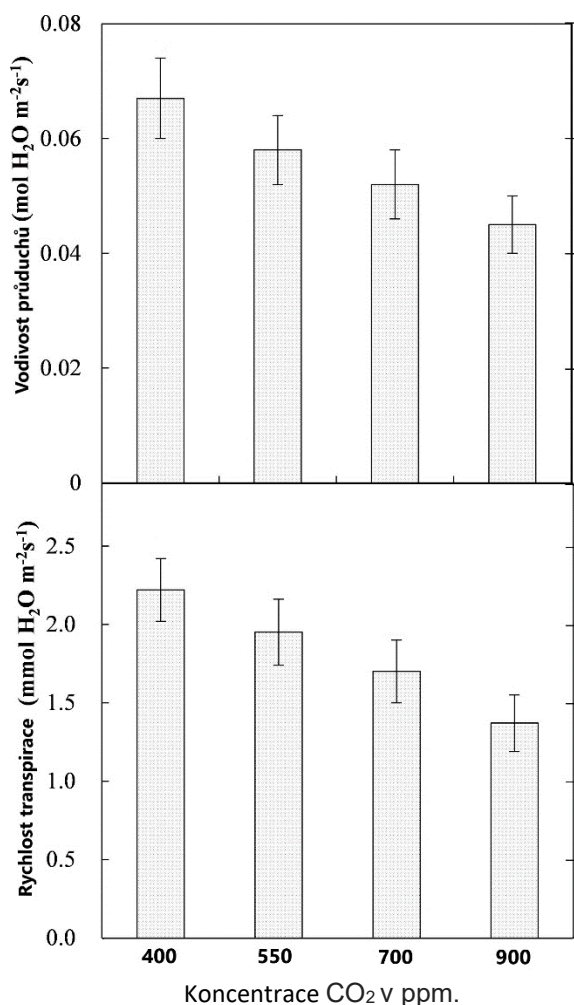
Obrázek 11: Zastoupení reaktivních forem kyslíku ve dvou kultivarech kukuřice (kultivary vyjádřeny dvěma skupinami sloupčových grafů) po vystavení rostlin stresovým podmínkám. V levém obrázku (a) je zobrazen radikál kyslíku – superoxid, a jeho nárůst po vystavení stresovým podmínkám. V pravém obrázku (b) je vidět zvýšená koncentrace peroxidu vodíku při vystavení stresovým podmínkám. * $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$. Převzato a upraveno z: Hussain et al. 2019.



Obrázek 12: Koncentrace osmoticky aktivních látek v reakci na různé typy stresu na dvou kultivarech kukuřice (kultivary vyjádřeny dvěma skupinami sloupčových grafů). (a) zobrazuje nárůst osmoticky aktivních sacharidů. (b) zobrazuje nárůst osmolytu – prolinu. * $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.01$. Převzato a upraveno z: Hussain et al. 2019.

8.2 C4 rostliny v reakci na více stresových faktorů

C4 rostliny jsou rostliny, které se snaží maximálně potlačovat fotorespiraci. Nynější koncentrace CO₂ jsou pro fosfoenolpyruvátcarboxylázu téměř v saturační hladině a ve zvyšujících se koncentracích se tedy nepředpokládá další zvýšení rychlosti čisté fotosyntézy (Kim et al. 2007) na rozdíl od C3 rostlin. I tak by ale zvýšená koncentrace CO₂ mohla vést u C4 rostlin k vyšším výnosům, a to z toho důvodu, že se zlepší efektivita využití vody rostlinou nebo sníží vodivost průduchů (Li et al. 2018; Obrázek 13). Také mladé listy vykazují rychlejší růst a asimilaci CO₂ v prostředí s vyšší



Obrázek 13: Zobrazení vodivosti průduchů (horní graf) a rychlosti transpirace (spodní graf) na rostlinách kukuřice při zvýšené koncentraci CO₂. Převzato a upraveno: Li et al. 2018)

koncentrací CO₂ (Kim et al. 2006; Bassu et al. 2014).

Na druhou stranu snížení transpirace rostlin zároveň sníží ochlazovací efekt a teplota v okolí listů a potažmo celých rostlinných porostů se zvýší.

U některých kultivarů kukuřice byly zaznamenány úbytky ve výnosech i při vystavení nižším teplotám. Autoři (Bassu et al. 2014) z toho vyvozují, že rostliny určitého kultivaru neměly dostatek času na správné vytvoření semen před nástupem do další fenologické fáze. Stejná práce ale předkládá hypotézu, že u kultivarů, které svůj výnos mají signifikantně vyšší v chladnějším prostředí, došlo v přirozeném prostředí už k takovému nárůstu teplot, že optimum pro růst leží právě v chladnějších částech světa, na které příslušný kultivar není adaptován.

S variabilitou podmínek, ve kterých rostlina prodělává svůj vývoj, se pojí i změna v trvání jednotlivých fenologických fází. Změny fenologie jsou stejně patrné jak u C3, tak C4 plodin (Bassu et al. 2014). Například zvýšení teploty o 3 °C znamenalo rychlejší dosažení fáze kvetení u kukuřice až o šest

dní. Obdobné výsledky vykazuje i práce autorů Vučetić a Vučetić (2019). V práci je zmíněno, že při předpokládaných změnách klimatu, které nastanou v průběhu 21. století, dojde za každou dekádu ke zkrácení fenologických fází (konkrétně dosažení kvetení) u kukuřice o 2–6 dnů. Stejně tak se očekává do konce století snížení výnosů kukuřice až o 25 %.

Zvýšená koncentrace CO₂ má pozitivní vliv na C4 rostliny pravděpodobně díky lepšímu, a také, jelikož mladé rostliny a jejich listy vykazují zrychlený růst a asimilaci CO₂ ve vyšších koncentracích CO₂ a druhou stranu díky mechanismu Hatch-Slackova cyklu a koncentrování oxidu uhličitého pouze v buňkách pochev cévního svazku je v porovnání s C3 rostlinami mnohem menší projev v rychlosti asimilace při zvýšené koncentraci CO₂. Jak se ukazuje, pro rostliny bude v prostředí se zvýšeným obsahem CO₂ limitní například regenerace ribulózy 1-5 bisfosfátu (RuBP) nebo regenerace fosfoenolpyruvátu (PEP) na kterých se je závislý vlastní metabolický výnos fixovaného CO₂ (Sage 2002; von Caemmerer a Furbank 2016).

Zvýšená koncentrace CO₂ v atmosféře má za následek snížení hustoty průduchů, ale i přivírání průduchů. V prostředí zvýšené koncentrace CO₂ bylo u kukuřice pozorováno také významné snížení transpirace, až o více jak 50 % při vysoké ozáření fotosynteticky aktivním zářením (Kim et al. 2006). Zvýšená koncentrace CO₂ na 720 ppm měla za následek snížení evapotranspirace porostu kukuřice až o 22 % a zvýšení teploty porostu kukuřice o 1 °C (Kim et al. 2006).

V práci autorů (Vanaja et al. 2011) je zmíněn pozitivní účinek zvýšené koncentrace CO₂. Při růstu kukuřice ve stresových podmínkách způsobených suchem, se vyšší koncentrace CO₂ ukázala jako faktor, který kompenzoval projevy sucha – měřena byla hmotnost sušiny po vystavení vyšším koncentracím CO₂ a současným atmosférickým hodnotám v kombinaci se stresem způsobeným nedostatkem vody. Při běžné koncentraci CO₂ a nedostatku vody byl úbytek v hmotnosti sušiny kukuřice 64 % , kdežto v podmínkách zvýšené koncentrace CO₂ se stejným nedostatkem vody byl úbytek pouze 46 %, což dokládá pozitivní vliv vyšší koncentrace CO₂ na využívání vody rostlinou (Vanaja et al. 2011). Práce dále popisuje, že vyšší koncentrace CO₂ měla vliv i na celkový vzhled kořenového systému kukuřice. Kořenový systém se celý prodloužil, a to až o 400 %. Prodloužením kořenového systému a zvýšením poměru R:S („root:shoot“), tedy alokací biomasy do kořenového systému, se rostlina snaží kompenzovat nedostupnost vody ve svém okolí a hledat vodu ve větší oblasti. Můžeme očekávat, že zvyšující se koncentrace atmosférického CO₂ s postupující klimatickou změnou bude projevy částečně eliminovat a může kompenzovat projevy dalších stresorů (Vanaja et al. 2011)

9. Budoucí vývoj

I přes obtížné modelování dalšího vývoje, je mnoho studií, jež ukazují, jakým směrem a stylem se pravděpodobně bude ubírat, ať již zemědělská produkce, tak i pěstování rostlin.

V první řadě, v návaznosti na změnu teploty v důsledku klimatické změny můžeme očekávat snahu odborníků na nalezení způsobu kompenzace těchto projevů. Především se jedná o přesouvání

areálu pěstování chladnomilnějších odrůd do severních zeměpisných šířek, a cílení na šlechtění, a genetické modifikování stávajících odrůd na zvýšenou teplotní toleranci, ruku v ruce se zvýšenou koncentrací CO₂, a především menšími nároky na dostupnost vody v půdě. Je pravděpodobné, že k další „zelené revoluci“ nedojde, i tak je ale nutné nasýtit stále se zvětšující poptávku po výtěžku z pěstování užitkových rostlin.

Dle (Semenov et al. 2014) je další šlechtění pšenice obtížné., ale jsou aspekty, kde by k optimalizaci dojít mohlo. V této práci je diskutováno, že přežití květů u pšenice je v rozmezí 25–40 % a právě toto autoři vidí jako jednu z možných oblastí, kde by se mělo cílit na zlepšení. Dále tito autoři popisují, že distribuce minerálních látek v rostlinných orgánech je velmi podstatná, pro příklad autoři zmiňují dusík, který je dle nich důležitý obzvlášť při tvorbě semen – tím se snaží zdůraznit potřebu dodatečného přihnojování. Dále je zde popsáno, že důležité bude také optimalizovat zásobení rostliny vodou, ať již z inženýrského hlediska, tak z hlediska rostliny – například zvětšením a modifikací kořenového systému. Pěstování pšenice by mohlo také být výnosnější, pokud by citlivé životní fáze prodělávala v chladnějších obdobích roku. Nebo by se snažilo využít užitečné geny od divokých nešlechtěných rostlin a zabudování je do genomu užitkových (Prasad et al. 2017). V případě C4 rostlin bude důležité soustředit se na zlepšení technologie v agronomických systémech, a to především: zásobení rostlin esenciálními prvky minerální výživy a vodou, ale také využívat genetických modifikací pro udržení rostoucího trendu výnosů (Long et al. 2015). Práce (Bannayan et al. 2016) zase naznačuje možnost, že při setí kukuřice až během června bude rostlina prodělávat citlivou fází kvetení mimo nejteplejší období, což by mělo vést ke zlepšení výnosových parametrů, oproti setí v květnu.

Největším příslibem do budoucnosti je genetická manipulace rostlin a vytváření hybridních odrůd. V této oblasti je největší zájem soustředěn na implikování C4 metabolismu kukuřice a čiroku jako modelových obilovin do rýže a zvýšení tak výnosu (Sage 2014). Napomoci molekulárnímu šlechtění by mohla moderní metoda genetické editace CRISPR/Cas9. Enzymatický komplex CRISPR/Cas dokáže díky krátkému naváděcímu řetězci RNA najít místo v DNA a zde pomocí endonukleázy Cas provádět editace genomu. Tato metoda dovoluje nahrazovat sekvence DNA i akcelarovat nebo tlumit exprese jednotlivých genů, a právě díky své specifitě je příslibem do budoucnosti (přehled Vesmír, Roceň 2018).

Významným krokem ke genetickému šlechtění bylo osekvenování celého genomu pšenice, na kterém se podíleli i vědci z České republiky. Sekvence kvůli velikosti genomu a často opakujícím se sekvencím DNA nebyla dlouhou dobu realizovatelná a trvala přibližně 14 let. Nyní díky dispozici celého genomu bude snazší vytvářet geneticky upravené plodiny s vyšším výnosem a větší schopností tolerance stresu (IWGSC Consortium Doležel et al. 2018).

Pokusy s genetickou modifikací jsou prováděny i na dalších plodinách a rostlinách. Například práce (South et al. 2019) se zabývala detailním studiem tabáku (*Nicotiana tabacum*) a autoři předpokládají, že díky fotorespiraci se snižuje výnos C3 plodin o 20 až 50 %. V návaznosti na snížené výnosy v důsledku fotorespirace, se snažili eliminovat projevy genetickou modifikací tabákových rostlin a vytvořili nové, alternativní cesty pro metabolickou dráhu glykolátu. Díky zkratkám v dráze odbourávání glykolátu se jim podařilo zvýšit fotosyntetický výtěžek tabáku v přirozených podmínkách o 20 až 40 %. Zřejmě je tedy možné, že existují způsoby, kterými bude možné díky poznatkům z experimentální biologie a genetiky rostlin zvyšující se poptávku po větších výnosech a zajištění potravinové bezpečnosti zvětšující se celosvětové populace lidí.

10. Závěr

Dramatická současná klimatická změna prostředí, ve kterém rostliny prodělávají svůj vývoj, spouští mnoho stresových reakcí u rostlin a vyvolává mnoho jejich aklimací a adaptací. A protože je na pěstování hospodářských plodin závislá celá lidská populace, je třeba důkladné studium těchto odezev rostlin na stresory, což je předmětem experimentální biologie rostlin zaměřené na stresovou biologii. Přímým důsledkem působení stresu na plodiny je jejich zvýšená citlivost na změny prostředí a potažmo snížená odolnost vůči nejrůznějším škůdcům a také významné snížení výnosu napříč spektrem zemědělských plodin. Je nanejvýše důležité detailně znát obranné mechanismy rostlin, umět rozlišovat jejich stav a dle toho co nejpřesněji vyjádřit, co jsou, pro jakou rostlinu stresující podmínky a co ne. Sledování ontogeneze rostlin, fenologických fází a jejich změn v závislosti na změně podmínek je jedním z mnoha přístupů, jak vyjádřit poškození, které působí zvýšená teplota a další faktory klimatické změny. Jak u C3 plodin (pšenice, rýže, ječmen atd.), tak u C4 plodin (kukuřice, čirok atd.) můžeme očekávat při zvýšení teploty a nedostupnosti vody snižování výnosů – v nejkrajnějších případech i o několik desítek procent oproti stávajícímu stavu. Na druhou stranu, vyšší koncentrace CO₂ v atmosféře bude projevy teplotního a osmotického stresu rostlin částečně kompenzovat. Je zřejmé, že zemědělská produkce bude muset v budoucnosti více využívat transgenní, GM rostliny a šlechtitelé budou muset vyvíjet snahu o vyšlechtění nových kultivarů, které budou co nejvíce odolné k narůstajícím teplotám a rozšiřujícímu se suchu. Už nyní můžeme odhadovat budoucí vývoj zemědělské produkce a předvídat jaké dopady budou mít změny prostředí, a proto je veliký prostor a příležitost k dalším vědeckým zkoumáním a upřesněním znalostí této problematiky.

11. Seznam použité literatury a zdrojů:

11.1 Literární zdroje

- Abu-Romman, Saeid. 2016. „Genotypic Response to Heat Stress in Durum Wheat and the Expression of Small HSP Genes". *Rendiconti Lincei* 27: 261–67. <https://doi.org/10.1007/s12210-015-0471-9>.
- Alemayehu, Fikadu Reta, Georg Frenck, Leon van der Linden, Teis Nørgaard Mikkelsen, a Rikke Bagger Jørgensen. 2014. „Can Barley (*Hordeum Vulgare* L. s.l.) Adapt to Fast Climate Changes? A Controlled Selection Experiment". *Genetic Resources and Crop Evolution* 61: 151–61. <https://doi.org/10.1007/s10722-013-0021-1>.
- Allaby Robin G., Stevens Chris, Lucas Leilani, Maeda Osamu, a Fuller Dorian Q. 2017. „Geographic mosaics and changing rates of cereal domestication". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 372: 20160429. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0429>.
- Almansouri, M., J.-M. Kinet, a S. Lutts. 2001. „Effect of salt and osmotic stresses on germination in durum wheat (*Triticum durum* Desf.)". *Plant and Soil* 231 243–54. <https://doi.org/10.1023/A:1010378409663>.
- Apel, Klaus, a Heribert Hirt. 2004. „Reactive Oxygen Species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction". *Annual Review of Plant Biology* 55: 373–99. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>.
- Asseng, S., F. Ewert, P. Martre, R. P. Rötter, D. B. Lobell, D. Cammarano, B. A. Kimball, et al. 2015. „Rising Temperatures Reduce Global Wheat Production". *Nature Climate Change* 5: 143–47. <https://doi.org/10.1038/nclimate2470>.
- Babita. 2015. „Studies on chill units requirement in apple (*Malus × Domestica* Borkh.)". Thesis. <http://krishikosh.egranth.ac.in/handle/1/5810016929>
- Badger, M. R., a T. J. Andrews. 1987. „CO-Evolution of Rubisco and CO₂ Concentrating Mechanisms". In *Progress in Photosynthesis Research: Volume 3 Proceedings of the VIIIth International Congress on Photosynthesis Providence, Rhode Island, USA, August 10–15, 1986*, editoval J. Biggins, 601–9. Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0516-5_128.
- Bannayan, Mohammad, Parisa Paymard, a Batool Ashraf. 2016. „Vulnerability of Maize Production under Future Climate Change: Possible Adaptation Strategies". *Journal of the Science of Food and Agriculture* 96: 4465–74. <https://doi.org/10.1002/jsfa.7659>.
- Barnett, Thomas, Mitchell Altschuler, Carl N. McDaniel, a Joseph P. Mascarenhas. 1979. „Heat Shock Induced Proteins in Plant Cells". *Developmental Genetics* 1: 331–40. <https://doi.org/10.1002/dvg.1020010406>.
- Bassu, Simona, Nadine Brisson, Jean-Louis Durand, Kenneth Boote, Jon Lizaso, James W. Jones, Cynthia Rosenzweig, et al. 2014. „How Do Various Maize Crop Models Vary in Their Responses to Climate Change Factors?" *Global Change Biology* 20: 2301–20. <https://doi.org/10.1111/gcb.12520>.
- Bereiter, Bernhard, Sarah Eggleston, Jochen Schmitt, Christoph Nehrbass-Ahles, Thomas F. Stocker, Hubertus Fischer, Sepp Kipfstuhl, a Jerome Chappellaz. 2015. „Revision of the EPICA Dome C CO₂ Record from 800 to 600 Kyr before Present: Analytical Bias in the EDC CO₂ Record". *Geophysical Research Letters* 42: 542–49. <https://doi.org/10.1002/2014GL061957>.
- Caemmerer, Susanne von, a Robert T Furbank. 2016. „Strategies for improving C₄ photosynthesis". *Current Opinion in Plant Biology*, SI: 31: Physiology and metabolism 2016, 31: 125–34. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.04.003>.
- Cline, William R. 1991. „Scientific Basis for the Greenhouse Effect". *The Economic Journal* 101: 904. <https://doi.org/10.2307/2233863>.
- Consortium (IWGSC), The International Wheat Genome Sequencing, Jaroslav Doležal et al. 2018. „Shifting the Limits in Wheat Research and Breeding Using a Fully Annotated Reference Genome". *Science* 361: eaar7191. <https://doi.org/10.1126/science.aar7191>.
- Das, Kaushik, a Aryadeep Roychoudhury. 2014. „Reactive Oxygen Species (ROS) and Response of Antioxidants as ROS-Scavengers during Environmental Stress in Plants". *Frontiers in Environmental Science* 2. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00053>.

- Djanaguiraman, M., P. V. V. Prasad, D. L. Boyle, a W. T. Schapaugh. 2011. „High-Temperature Stress and Soybean Leaves: Leaf Anatomy and Photosynthesis". *Crop Science* 51: 2125. <https://doi.org/10.2135/cropsci2010.10.0571>.
- Dunning, L. T., J. J. Moreno-Villena, M. R. Lundgren, J. Dionora, P. Salazar, C. Adams, F. Nyirenda, et al. 2019. „Key Changes in Gene Expression Identified for Different Stages of C4 Evolution in Alloteropsis Semialata." *Journal of Experimental Botany*. <http://eprints.whiterose.ac.uk/145069/>.
- Edwards, Erika J. 2019. „Evolutionary trajectories, accessibility and other metaphors: the case of C4 and CAM photosynthesis". *New Phytologist* 223: 1742–55. <https://doi.org/10.1111/nph.15851>.
- Ellis, R. John. 1979. „The most abundant protein in the world". *Trends in Biochemical Sciences* 4: 241–44. [https://doi.org/10.1016/0968-0004\(79\)90212-3](https://doi.org/10.1016/0968-0004(79)90212-3).
- Epstein, Paul R. 2001. „Climate change and emerging infectious diseases". *Microbes and Infection* 3: 747–54. [https://doi.org/10.1016/S1286-4579\(01\)01429-0](https://doi.org/10.1016/S1286-4579(01)01429-0).
- Erb, Tobias J, a Jan Zarzycki. 2018. „A short history of RubisCO: the rise and fall (?) of Nature's predominant CO2 fixing enzyme". *Current Opinion in Biotechnology*, Food biotechnology • Plant biotechnology, 49: 100–107. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2017.07.017>.
- Eyshi Rezaei, Ehsan, Heidi Webber, Thomas Gaiser, Jesse Naab, a Frank Ewert. 2015. „Heat stress in cereals: Mechanisms and modelling". *European Journal of Agronomy* 64: 98–113. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2014.10.003>.
- Fabian, Attila, Eszter Safran, Gabriella Szabo-Eitel, Beata Barnabas, a Katalin Jager. 2019. „Stigma Functionality and Fertility Are Reduced by Heat and Drought Co-Stress in Wheat". *Frontiers in Plant Science* 10: 244. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00244>.
- Feder, Martin E., a Gretchen E. Hofmann. 1999. „HEAT-SHOCK PROTEINS, MOLECULAR CHAPERONES, AND THE STRESS RESPONSE: Evolutionary and Ecological Physiology". *Annual Review of Physiology* 61: 243–82. <https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.61.1.243>.
- Fletcher, Benjamin J., Stuart J. Brentnall, Clive W. Anderson, Robert A. Berner, a David J. Beerling. 2008. „Atmospheric Carbon Dioxide Linked with Mesozoic and Early Cenozoic Climate Change". *Nature Geoscience* 1: 43–48. <https://doi.org/10.1038/ngeo.2007.29>.
- Gabaldón-Leal, C., H. Webber, M. E. Otegui, G. A. Slafer, R. A. Ordóñez, T. Gaiser, I. J. Lorite, M. Ruiz-Ramos, a F. Ewert. 2016. „Modelling the impact of heat stress on maize yield formation". *Field Crops Research* 198: 226–37. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.08.013>.
- Hama, B M, a A A Mohammed. 2019. „Physiological performance of Maize (Zea mays L.) under stress condition of water deficit and high temperature". *Applied Ecology and Environmental Research* 17: 1261–78. https://doi.org/10.15666/aer/1701_12611278.
- Hatfield, Jerry L., a John H. Prueger. 2015. „Temperature extremes: Effect on plant growth and development". *Weather and Climate Extremes*, USDA Research and Programs on Extreme Events, 10: 4–10. <https://doi.org/10.1016/j.wace.2015.08.001>.
- Hedhly, Afif. 2011. „Sensitivity of flowering plant gametophytes to temperature fluctuations". *Environmental and Experimental Botany* 74: 9–16. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.03.016>.
- Hoffman, Paul F., Alan J. Kaufman, Galen P. Halverson, a Daniel P. Schrag. 1998. „A Neoproterozoic Snowball Earth". *Science* 281: 1342–46. <https://doi.org/10.1126/science.281.5381.1342>.
- Holland, Heinrich D. 2006. „The oxygenation of the atmosphere and oceans". *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 361: 903–15. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1838>.
- Hussain, Hafiz Athar, Shengnan Men, Saddam Hussain, Yinglong Chen, Shafaqat Ali, Sai Zhang, Kangping Zhang, et al. 2019. „Interactive Effects of Drought and Heat Stresses on Morpho-Physiological Attributes, Yield, Nutrient Uptake and Oxidative Status in Maize Hybrids". *Scientific Reports* 9: 3890. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40362-7>.
- Chaturvedi, Ashish K., Rajeev N. Bahuguna, Madan Pal, Divya Shah, Sadhana Maurya, a Krishna S. V. Jagadish. 2017. „Elevated CO2 and heat stress interactions affect grain yield, quality and mineral nutrient composition in rice under field conditions". *Field Crops Research* 206: 149–57. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.02.018>.

- Chmielewski, Frank-M, Antje Müller, a Ekko Bruns. 2004. „Climate changes and trends in phenology of fruit trees and field crops in Germany, 1961–2000". *Agricultural and Forest Meteorology* 121: 69–78. [https://doi.org/10.1016/S0168-1923\(03\)00161-8](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(03)00161-8).
- Intergovernmental Panel on Climate Change. 2018. *Global Warming of 1.5°C*. <http://www.ipcc.ch/report/sr15/>.
- Jagadish, S. V. Krishna, Raveendran Muthurajan, Zhongwen W. Rang, Richard Malo, Sigrid Heuer, John Bennett, a Peter Q. Craufurd. 2011. „Spikelet Proteomic Response to Combined Water Deficit and Heat Stress in Rice (*Oryza Sativa* Cv. N22)". *Rice* 4: 1–11. <https://doi.org/10.1007/s12284-011-9059-x>.
- Kim, Soo-Hyung, Dennis C. Gitz, Richard C. Sicher, Jeffrey T. Baker, Dennis J. Timlin, a Vangimalla R. Reddy. 2007. „Temperature dependence of growth, development, and photosynthesis in maize under elevated CO₂". *Environmental and Experimental Botany* 61: 224–36. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.06.005>.
- Kim, Soo-Hyung, Richard C. Sicher, Hanhong Bae, Dennis C. Gitz, Jeffrey T. Baker, Dennis J. Timlin, a Vangimalla R. Reddy. 2006. „Canopy Photosynthesis, Evapotranspiration, Leaf Nitrogen, and Transcription Profiles of Maize in Response to CO₂ Enrichment". *Global Change Biology* 12: 588–600. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01110.x>.
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. 4th ed. Berlin; New York: Springer.
- Lee, Jung-Eun, Aaron Shen, Baylor Fox-Kemper, a Yi Ming. 2017. „Hemispheric Sea Ice Distribution Sets the Glacial Tempo". *Geophysical Research Letters* 44: 1008–14. <https://doi.org/10.1002/2016GL071307>.
- Li, Xiaojie, Shaozhong Kang, Xiaotao Zhang, Fusheng Li, a Hongna Lu. 2018. „Deficit irrigation provokes more pronounced responses of maize photosynthesis and water productivity to elevated CO₂". *Agricultural Water Management* 195: 71–83. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2017.09.017>.
- Lizaso, J. I., M. Ruiz-Ramos, L. Rodríguez, C. Gabaldon-Leal, J. A. Oliveira, I. J. Lorite, D. Sánchez, E. García, a A. Rodríguez. 2018. „Impact of high temperatures in maize: Phenology and yield components". *Field Crops Research* 216: 129–40. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.11.013>.
- Londo, Jason P., a Lynn M. Johnson. 2014. „Variation in the chilling requirement and budburst rate of wild *Vitis* species". *Environmental and Experimental Botany*, The Biology of Plant Cold Hardiness: Adaptive Strategies, 106: 138–47. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.12.012>.
- Long, Stephen P., Amy Marshall-Colon, a Xin-Guang Zhu. 2015. „Meeting the Global Food Demand of the Future by Engineering Crop Photosynthesis and Yield Potential". *Cell* 161: 56–66. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2015.03.019>.
- Loulergue, Laetitia, Adrian Schilt, Renato Spahni, Valérie Masson-Delmotte, Thomas Blunier, Bénédicte Lemieux, Jean-Marc Barnola, Dominique Raynaud, Thomas F. Stocker, a Jérôme Chappellaz. 2008. „Orbital and Millennial-Scale Features of Atmospheric CH₄ over the Past 800,000 Years". *Nature* 453: 383–86. <https://doi.org/10.1038/nature06950>.
- McElwain, Jennifer C., a William G. Chaloner. 1995. „Stomatal Density and Index of Fossil Plants Track Atmospheric Carbon Dioxide in the Palaeozoic". *Annals of Botany* 76: 389–95. <https://doi.org/10.1006/anbo.1995.1112>.
- Metelka, Ladislav, a Radim Tolázs. b.r. *Klimatické změny: Fakta bez mýtů*. Roč. 1. 1.
- Møller, Ian M., Poul Erik Jensen, a Andreas Hansson. 2007. „Oxidative Modifications to Cellular Components in Plants". *Annual Review of Plant Biology* 58: 459–81. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.58.032806.103946>.
- Morris, Jennifer L., Mark N. Puttick, James W. Clark, Dianne Edwards, Paul Kenrick, Silvia Pressel, Charles H. Wellman, Ziheng Yang, Harald Schneider, a Philip C. J. Donoghue. 2018. „The Timescale of Early Land Plant Evolution". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115: E2274–83. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719588115>.
- Mozny, Martin, Radim Tolasz, Jiri Nekovar, Tim Sparks, Mirek Trnka, a Zdenek Zalud. 2009. „The impact of climate change on the yield and quality of Saaz hops in the Czech Republic". *Agricultural and Forest Meteorology* 149: 913–19. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2009.02.006>.

- Müller, R. Dietmar, Maria Sdrolas, Carmen Gaina, Bernhard Steinberger, a Christian Heine. 2008. „Long-Term Sea-Level Fluctuations Driven by Ocean Basin Dynamics". *Science (New York, N.Y.)* 319: 1357–62. <https://doi.org/10.1126/science.1151540>.
- Mullet, John, Daryl Morishige, Ryan McCormick, Sandra Truong, Josie Hilley, Brian McKinley, Robert Anderson, Sara N. Olson, a William Rooney. 2014. „Energy Sorghum—a genetic model for the design of C4 grass bioenergy crops". *Journal of Experimental Botany* 65: 3479–89. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru229>.
- Ohama, Naohiko, Hikaru Sato, Kazuo Shinozaki, a Kazuko Yamaguchi-Shinozaki. 2017. „Transcriptional Regulatory Network of Plant Heat Stress Response". *Trends in Plant Science* 22: 53–65. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.08.015>.
- Olcott, Alison N., Alex L. Sessions, Frank A. Corsetti, Alan J. Kaufman, a Tolentino Flavio de Oliveira. 2005. „Biomarker Evidence for Photosynthesis During Neoproterozoic Glaciation". *Science* 310: 471–74. <https://doi.org/10.1126/science.1115769>.
- Peñuelas, Josep, This Rutishauser, a Iolanda Filella. 2009. „Phenology Feedbacks on Climate Change". *Science* 324: 887–88. <https://doi.org/10.1126/science.1173004>.
- Prasad, P. V. Vara, R. Bheemanahalli, a S. V. Krishna Jagadish. 2017. „Field crops and the fear of heat stress—Opportunities, challenges and future directions". *Field Crops Research* 200: 114–21. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.09.024>.
- Prasad, Vandana, Caroline A. E. Strömberg, Habib Alimohammadian, a Ashok Sahni. 2005. „Dinosaur Coprolites and the Early Evolution of Grasses and Grazers". *Science* 310: 1177–80. <https://doi.org/10.1126/science.1118806>.
- Rampino, Patrizia, Mariolina Gulli, Mariarosaria De Pascali, Monica De Caroli, Nelson Marmioli, a Carla Perrotta. 2019. „Wild and cultivated Triticum species differ in thermotolerant habit and HSP gene expression". *Plant Biosystems – An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 153: 337–43. <https://doi.org/10.1080/11263504.2018.1473304>.
- Raunkiaer, C. 1934. „The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography; Being the Collected Papers of C. Raunkiaer." *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography; Being the Collected Papers of C. Raunkiaer*. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19340701044>.
- Roceň, Milan. 2018. „Využití systému CRISPR-CAS9 pro genové manipulace u parazitických prvoků". Charles university.
- Rottenberg, Aaron. 2017. „Has Agriculture Dispersed Worldwide from a Single Origin?" *Genetic Resources and Crop Evolution* 64: 1107–13. <https://doi.org/10.1007/s10722-017-0531-3>.
- Sage, Rowan F. 2002. „Variation in the k(Cat) of Rubisco in C(3) and C(4) Plants and Some Implications for Photosynthetic Performance at High and Low Temperature". *Journal of Experimental Botany* 53: 609–20.
- Sage, Rowan F. 2016. „A Portrait of the C4 Photosynthetic Family on the 50th Anniversary of Its Discovery: Species Number, Evolutionary Lineages, and Hall of Fame". *Journal of Experimental Botany* 67: 4039–56. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw156>.
- Saisho, Daisuke, Makoto Ishii, Kiyosumi Hori, a Kazuhiro Sato. 2011. „Natural variation of barley vernalization requirements: implication of quantitative variation of winter growth habit as an adaptive trait in East Asia." *Plant & cell physiology* 52: 775–84. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr046>.
- Sedaghatmehr, Mastoureh, Bernd Mueller-Roeber, a Salma Balazadeh. 2016. „The Plastid Metalloprotease FtsH6 and Small Heat Shock Protein HSP21 Jointly Regulate Thermomemory in *Arabidopsis*". *Nature Communications* 7: 12439. <https://doi.org/10.1038/ncomms12439>.
- Selye, Hans. 1974. *Stress without distress*. 1st ed. Philadelphia: Lippincott.
- Semenov, M. A., P. Stratonovitch, F. Alghabari, a M. J. Gooding. 2014. „Adapting wheat in Europe for climate change". *Journal of Cereal Science, Cereal Science for Food Security, Nutrition and Sustainability*, 59: 245–56. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2014.01.006>.
- South, Paul F., Amanda P. Cavanagh, Helen W. Liu, a Donald R. Ort. 2019. „Synthetic Glycolate Metabolism Pathways Stimulate Crop Growth and Productivity in the Field". *Science* 363: eaat9077. <https://doi.org/10.1126/science.aat9077>.
- Taiz, Lincoln, Eduardo Zeiger, I. M. Møller, a Angus S. Murphy, ed. 2015. *Plant physiology and development*. Sixth edition. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., Publishers.

- Takagi, Daisuke, Shigeo Takumi, Masaki Hashiguchi, Takehiro Sejima, a Chikahiro Miyake. 2016. „Superoxide and Singlet Oxygen Produced within the Thylakoid Membranes Both Cause Photosystem I Photoinhibition[OPEN]". *Plant Physiology* 171: 1626–34. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00246>.
- Tollenaar, M. 1989. „Response of Dry Matter Accumulation in Maize to Temperature: I. Dry Matter Partitioning". *Crop Science* 29: 1239–46. <https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900050030x>.
- Trent, Jonathan D. 1996. „A review of acquired thermotolerance, heat-shock proteins, and molecular chaperones in archaea". *FEMS Microbiology Reviews*, Papers presented at the First International Congress on Extremophiles, 18: 249–58. [https://doi.org/10.1016/0168-6445\(96\)00016-2](https://doi.org/10.1016/0168-6445(96)00016-2).
- Ueno, O., M. Samejima, S. Muto, a S. Miyachi. 1988. „Photosynthetic Characteristics of an Amphibious Plant, *Eleocharis Vivipara*: Expression of C4 and C3 Modes in Contrasting Environments". *Proceedings of the National Academy of Sciences* 85: 6733–37. <https://doi.org/10.1073/pnas.85.18.6733>.
- Vanaja, Maddi, Sushil Yadav, G Archana, Jyothi Narayana, P.R. Ram Reddy, P Vagheera, S.K. Abdul Razak, Maheswari Mandapaka, a Bandi Venkateswarlu. 2011. „Response of C4 (maize) and C3 (sunflower) crop plants to drought stress and enhanced carbon dioxide concentration". *Plant Soil and Environment* 57: 207–15. <https://doi.org/10.17221/346/2010-PSE>.
- Végh, B., T. Marček, I. Karsai, T. Janda, a É. Darkó. 2018. „Heat acclimation of photosynthesis in wheat genotypes of different origin". *South African Journal of Botany* 117: 184–92. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.05.020>.
- Venske, Eduardo, Railson Schreinert dos Santos, Carlos Busanello, Perry Gustafson, a Antonio Costa de Oliveira. 2019. „Bread Wheat: A Role Model for Plant Domestication and Breeding". *Hereditas* 156: 16. <https://doi.org/10.1186/s41065-019-0093-9>.
- Vierling, E. 1991. „The Roles of Heat Shock Proteins in Plants". *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42: 579–620. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.42.060191.003051>.
- Vučetić, Višnja, a Marko Vučetić. 2019. „Agrometeorology in Croatia". *Biological Rhythm Research* 50: 287–97. <https://doi.org/10.1080/09291016.2018.1518869>.
- Wang, Xiaorong, Bin Yan, Min Shi, Wei Zhou, David Zekria, Huizhong Wang, a Guoyin Kai. 2016. „Overexpression of a Brassica Campestris HSP70 in Tobacco Confers Enhanced Tolerance to Heat Stress". *Protoplasma* 253: 637–45. <https://doi.org/10.1007/s00709-015-0867-5>.
- Winter, Klaus, Rowan F. Sage, Erika J. Edwards, Aurelio Virgo, a Joseph A. M. Holtum. 2019. „Facultative Crassulacean Acid Metabolism in a C3–C4 Intermediate". *Journal of Experimental Botany*, <https://doi.org/10.1093/jxb/erz085>.
- Yancey, P. H., M. E. Clark, S. C. Hand, R. D. Bowlus, a G. N. Somero. 1982. „Living with Water Stress: Evolution of Osmolyte Systems". *Science* 217: 1214–22. <https://doi.org/10.1126/science.7112124>.
- Yoshida, Shouichi. 1981. *Fundamentals of Rice Crop Science*. Int. Rice Res. Inst.
- Zandalinas, Sara I., Ron Mittler, Damián Balfagón, Vicent Arbona, a Aurelio Gómez-Cadenas. 2018. „Plant Adaptations to the Combination of Drought and High Temperatures". *Physiologia Plantarum* 162: 2–12. <https://doi.org/10.1111/ppl.12540>.
- Zhao, M., a S. W. Running. 2010. „Drought-Induced Reduction in Global Terrestrial Net Primary Production from 2000 Through 2009". *Science* 329: 940–43. <https://doi.org/10.1126/science.1192666>.

11.2 Internetové zdroje

<https://www.statista.com/>

<https://www.methanelevels.org/>

<http://www.fao.org/faostat/>

<https://www.usda.gov/>

<https://www.ers.usda.gov>

[http://www2.zf.jcu.cz/~moudry/skripta/2/proso_sete.html.](http://www2.zf.jcu.cz/~moudry/skripta/2/proso_sete.html)

<https://www.esrl.noaa.gov/>

<https://vesmir.cz/>